

Untersuchungen am Kopf, besonders am Bänderapparat, des Sterlets (*Acipenser ruthenus*)

von

Friedrich F. STENGEL

I. Zoologisches Institut der Universität Wien und Zoologisch-vergl.-
anatomisches Institut der Universität Freiburg i.Ue. (Schweiz).

Mit 17 Textabbildungen

EINLEITUNG

Ueber den Bänderapparat am Viszeralskelett der *Acipenseridae* ist bis vor kurzem* ausser einigen nebenher gemachten Bemerkungen im Rahmen von Beschreibungen des Skelettes und der Muskulatur nichts bekannt gewesen. Es erschien daher gerechtfertigt, diesen für die Mechanik der Kiefer- und Kiemenelemente wichtigen Teil des Bindegewebssystems im Zusammenhang von rein morphologischen, topographischen und funktionellen Gesichtspunkten zu untersuchen. Daneben beschäftigte ich mich auch mit dem unpaaren Gaumenknorpelkomplex am Oberkiefer. An Material standen mir von *Acipenser ruthenus* L. vier Stücke aus Serbien und eines aus Rumänien zur Verfügung. Die Tiere wurden in Formol aufbewahrt und unter dem Binokular sezirt. Die Arbeit wurde am I. Zoologischen Institut der Universität Wien unter Herrn Professor Dr. W. Marinelli ausgeführt.

Meinen herzlichsten Dank möchte ich Herrn Professor Marinelli für die Stellung des Themas und Ueberlassung des Arbeitsplatzes,

* Nach Fertigstellung dieser Arbeit erschien eine Mitteilung von W. MEINEL (1960), der sich zum Teil mit der gleichen Fragestellung befasst und dessen Ergebnisse hier noch berücksichtigt wurden.

Frau Professor Dr. A. Strenger (Wien) und Herrn Kustos Dr. P. Kähsbauer (Wien) für Hilfe bei der Material- und Literaturbeschaffung und allen Genannten für Ratschläge, Anregungen und sonstige Unterstützung aussprechen. Herrn Professor Dr. J. Kälin (Freiburg i.Ue.) danke ich herzlichst für die Durchsicht des Manuskriptes. ebenso meiner Frau, Dr. M. Stengel, für die Hilfe bei der Fertigstellung der Abbildungen Herrn P. Geinoz (Freiburg).

SKELETT

Bei den *Acipenseridae* ist die Dreiteilung des Schädels der Wirbeltiere in Axocranium, Splanchnocranium und Dermatocranium (MARINELLI 1936) besonders klar ausgeprägt. In unserem Zusammenhange ist vor allem das hauptsächlich vom Splanchnocranium gebildete Viszeralskelett von Bedeutung.

Vom Viszeralskelett des Sterlets ist der kaudal an den paarigen Oberkiefer anschliessende mehrteilige *G a u m e n k n o r p e l* noch nicht genau beschrieben und abgebildet worden. Allgemein besteht dieser Gaumenkomplex aus einem mittleren Postpalatinum mediale und den seitlichen Postpalatina lateralia (SEWERTZOFF 1928). Zu diesen Knorpelplatten (Laminae postpalatinae) gesellen sich noch kleine Knorpelstücke („Styli postpalatini“ BUGAJEW 1930). Im einfachsten Falle ist eine paarige Lateralplatte ausgebildet; sie kann in mehrere Teilplatten zerfallen. Die Anzahl der Styli schwankt ebenfalls. Schon VAN WIJHE (1882) schreibt, dass die Zahl der Teile bei seinen Exemplaren sehr variabel war, „auch bei den beiden Hälften derselben Platte“ (p. 221), das gleiche geht aus der Abbildung (Taf. 8, Fig. 4) von PARKER (1882) hervor.

Auch bei meinen Stücken des Sterlets war die Ausbildung des Postpalatinkomplexes uneinheitlich. Ein Individuum aus Serbien zeigte, neben der Lamina postpalatina medialis, drei Paare von Laminae postpalatinae laterales, ein solches aus Rumänien (R) (Abb. 1) links nur zwei, rechts gar nur eine laterale Postpalatinalplatte, und je eine weitere nur unvollkommen abgegliedert; von Styli postpalatini fand ich immer zwei hintereinanderliegende mediale und drei paarige laterale, bei Exemplar „R“ links, entsprechend der gegenüber rechts höheren Anzahl der Laminae, ausserdem einen weiteren Stylus postpalatinus lateralis (Zählweise auf der Abbildung nach BUGAJEW 1930, p. 398). In bezug auf

die Laminae postpalatinae wie die Styli postpalatini steht der Sterlet in der von BUGAJEW (1930) aufgestellten Komplikationsreihe zwischen Waxdick und Scherg: *Scymnorhinus* (= *Scymnus*) — *Pseudoscaphirhynchus* — *Scaphirhynchus* — *Acipenser güldenstädti* F. Brandt — *Acipenser ruthenus* — *Acipenser stellatus* Pall.

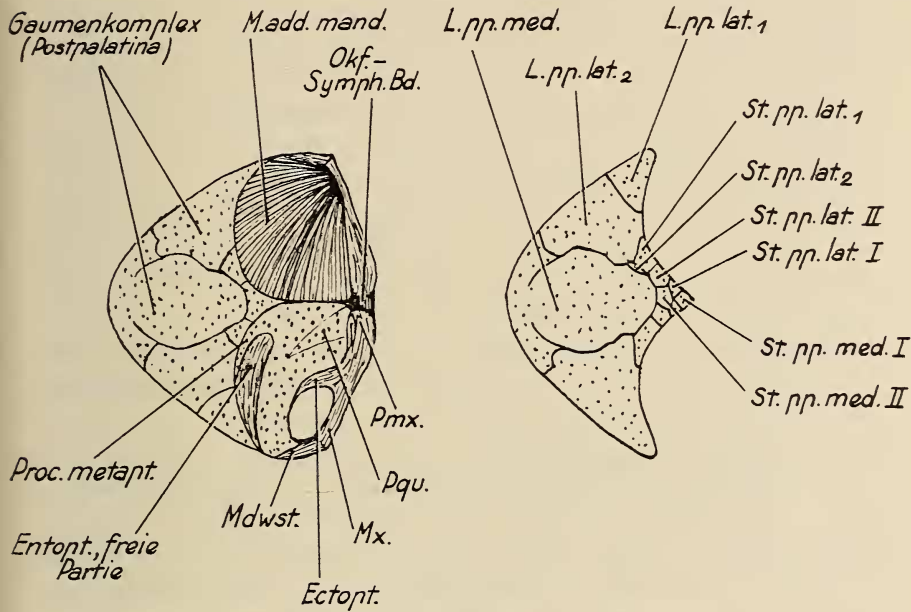


ABB. 1.* — *Acipenser ruthenus*.

Oberkiefer-Gaumenkomplex. Links: von dorsal (Muskel der rechten Seite entfernt); rechts: von ventral (Oberkiefer entfernt).

BÄNDERAPPARAT

Hinweise auf Ligamentverbindungen im Schrifttum finden wir für den Sterlet bei KITTARY (1850), MOLIN (1851), PARKER (1882), VAN WIJHE (1882; er bringt auch Namen für verschiedene Ligamente), WOSKOBOJNIKOW (1914), FORST (1925), SEWERTZOFF (1928) und BUGAEW (1929), allgemein für *Acipenseridae* bei GEGENBAUR

* Die Abbildungen vom Sterlet (*Acipenser ruthenus*) stellen die Verhältnisse bei einem Stück aus Serbien dar, nur Abb. 1 bei einem Tier aus Rumänien. Auf allen Abbildungen ist rechts die rostrale, links die kaudale Seite des Tieres. Die Erklärung der Abkürzungen befindet sich am Schluss der Arbeit.

(1878), WIEDERSHEIM (1909), LUTHER (1913), BUGAJEW (1930), WOSKOBOJNIKOFF (1932), EDGEWORTH (1935) und MEINEL (1960). Angaben für andere Arten (*Acipenser sturio* L., *A. güldenstädti*, *A. stellatus*, *A. brevirostrum* Le Sueur, *Huso huso* (L.), *Scaphirhynchus platorhynchus* (Raf.) und *Pseudoscaphirhynchus fedtschenkoi* (K. Kessl.)* bringen ROSENTHAL (1825), KITTARY (1850), PARKER (1882), VAN WIJHE (1882), IWANZOW (1887), LUTHER (1913), WOSKOBOJNIKOW (1914), DE BEER (1926), SEWERTZOFF (1928), BUGAEW (1929) und AYERS (1931), für einen nicht näher benannten chinesischen Stör aus dem Jangtsekiang (vielleicht *Acipenser chinensis* Gray = *dabryanus* A. Dum.) KURZ (1925). Die taxionomische Zugehörigkeit des von VETTER (1878) untersuchten Stückes, das er als Stör (*Acipenser sturio*) bezeichnet, ist ungewiss; die von ihm als Unterschiede gegenüber dem Sterlet (*Acipenser ruthenus*) angegebenen Merkmale am Schädel werden von VAN WIJHE (1882) bestritten.

Die passiven Strukturen des mechanischen Apparates kann man nach der Art ihrer Beanspruchung oder nach dem Widerstand, den sie dieser Beanspruchung entgegensetzen, einteilen. Beim zweiten Einteilungsgrund unterscheiden wir mit PETERSEN (1914) widerstehende (mit sehr grosser Festigkeit) und nachgebende Zwischengewebe. Zu ersteren gehören die starren Stützelemente, also in unserem Falle Knorpel und Knochen, im wesentlichen druckfeste Gewebe. Die eigentlichen Bindegewebelemente gehören zumindest zum Teil zu den nachgebenden Strukturen. Je nach der Funktion ist auch der Aufbau verschieden.

Danach kann man nun die hier behandelten Bindegewebelemente einteilen:

I. Vorwiegend zugbeansprucht: 1.) Hierher gehören die eigentlichen faserigen, zugfesten, aber biegungsnachgiebigen Bänder (Ligamente), Bündel aus parallelen sehnigen Fasern, die parallel oder schräg zur Hauptachse laufen. Im Anschluss an KÖLI (1947) kann man Sperrbänder (Verbindung zweier nicht aneinandertossender Skeletteile), Lagebänder (Verbindung zweier aneinandertossender Skeletteile) und Auflagebänder (Auflage auf einem Skelettstück, meist an einer Kante, zur Verstärkung seines Bruch-

* Eine Unterscheidung von *Scaphirhynchus* und *Pseudoscaphirhynchus* ist nicht immer klar getroffen, es steht daher *Scaphirhynchus* auch für beide genannten Gattungen.

widerstandes) unterscheiden; die beiden letzten Funktionen werden häufig nur vom Perichondrium, das stellenweise verstärkt sein kann, erfüllt; vielfach hat ein Band zwei oder alle drei Funktionen (wie z.B. das 3. Ventrals Epibranchialband).

2.) Neben den eigentlichen Bändern gibt es auch zugfeste Platten mit mehr oder weniger deutlicher Faserstruktur.

II. Vorwiegend druckbeansprucht: Massiges Gewebe ohne makroskopisch sichtbare Faserstruktur.

1.) Zwischenknorpelpolster: Bindegewebspolster von zum Teil ziemlich beträchtlicher Ausdehnung, die zwischen den aufeinander-treffenden Skeletteilen liegen und als Stossdämpfer wirken. Mit dem als Lageband wirkenden Perichondrium zusammen bilden sie fast überall die direkte Verbindung der Skelettstücke.

2.) Zähes fetthaltiges chordoides Gewebe (nach v. SCHUMACHER 1915), das am Operkularapparat („Operkularwulst“) und an den Kiemenbogen vorkommt; es wurde beim Sterlet von FORST (1925) histologisch untersucht.

BESCHREIBUNG DER LIGAMENTE UND ANDEREN BINDEGEWEBIGEN VERBINDUNGEN AM VISZERALAPPARAT

1.) Die Aponeurose des *M. constrictor*₁₊₂ ventralis und die Verbindungen am Hyoid- und Mandibularbogen:

Der über die ganze Ventralseite vom Schultergürtel bis zum Unterkiefer ausgedehnte *Musculus constrictor*₁₊₂ ventralis entspringt durch eine weite, mit der Haut verbundene Aponeurose am Operkularapparat und Schädeldach. Die Innervierung dieses Muskels erfolgt durch Aeste sowohl des *N. trigeminus* als auch des *N. facialis*, ohne dass sich eine klare Grenze zwischen den Gebieten der beiden Nerven ziehen liesse; eine von der Innervierung unabhängige Gliederung lässt drei oberflächliche und zwei tiefere Portionen unterscheiden.

Die Aponeurose (Abb. 2, 3, 5) des *M. constrictor ventralis* dehnt sich im Bereich zwischen Schädeldach und Operkularapparat, mit denen sie fest verbunden ist, aus und liegt der Innenseite der Haut, von der sie nicht immer leicht zu trennen ist, unmittelbar an. Im allgemeinen ist sie in der gleichen Richtung wie der Muskel, der aus ihr entspringt, strukturiert.

Der dorsale Abschnitt, der direkt am Schädeldach ansetzt und gegen ventral bis zur Linie „Postorbitalsporn“ — Rostralende des Suboperculare reicht, ist eine schwächere, mehr faszienartige, punktweise dunkel pigmentierte Schichte, die gegen kaudal auch über das Hyomandibulare, mit dem sie durch Bindegewebe ver-

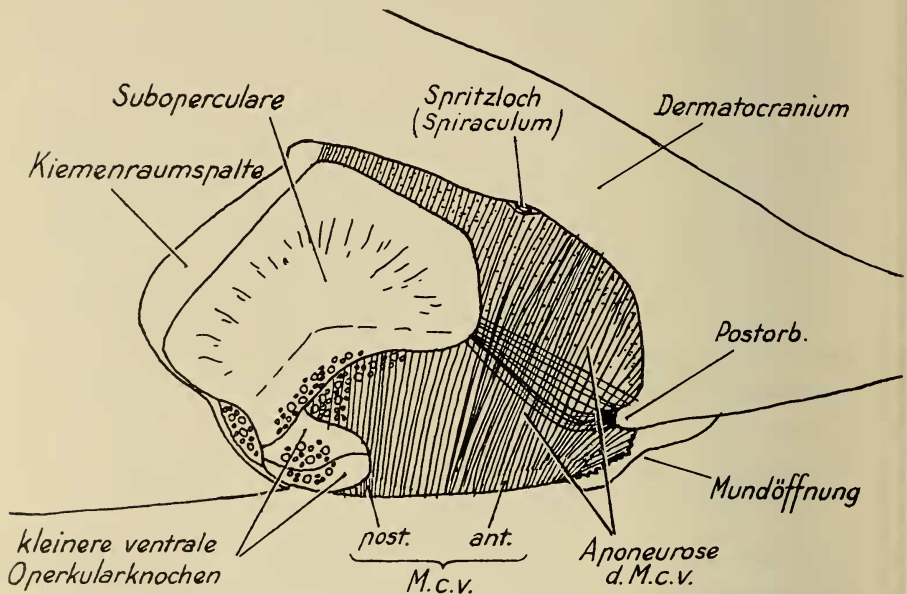


ABB. 2. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, rechts, lateral: Aponeurose (Haut entfernt).

bunden ist, hinwegzieht. Sie bedeckt den *M. retractor hyomandibularis* und liegt dem Suboperculare an seiner Innenseite an; schliesslich geht sie in die Kiemendeckelinnenhaut, die die Ansatzfläche für die dem Hyoidbogen zugehörige Operkularkieme bildet, über. Rostral, gegen den „Postorbitalsporn“ zu, ist die Aponeurose stark aufgelockert.

Im Raum zwischen dem Rostralende des Suboperculare und dem „Postorbitalsporn“ ist die Aponeurose durch Fasern, die zwischen diesen beiden Punkten, quer zu denen in der Muskelstreichrichtung, ziehen, verstärkt; gegen kaudal lässt sich nicht mehr eine klare Strukturierung erkennen.

Am kaudalen Abschnitt, an dem der *M. constrictor ventralis posterior* entspringt, lässt sich eine Zweischichtigkeit feststellen. Die äussere Schichte bildet den Ursprung des Muskels, die innere zieht zum Stylohyale und dem zwischen ihm und dem Symplecticum liegenden Bindegewebe, zum Lateralende des Ceratohyale, wo sie auch Fasern des *M. constrictor ventralis profundus* einen Ansatzpunkt bietet, und geht rostral davon in die die Mundbodenhaut verstärkenden bzw. am Ceratohyale aufliegenden sehnigen Fasern über.

Die Hauptfunktion der Aponeurose ist also die feste Aufhängung des *M. constrictor ventralis* am Integument (einschliesslich Operkularapparat), am „Postorbitalsporn“ und auch am Schädeldach. Dazu treten noch Beanspruchung durch Bewegungen am Operkularapparat, was sich in der Verstärkung zwischen Suboperculare und „Postorbitalsporn“ ausdrückt, und schliesslich die Funktion als Verbindung der mittleren Elemente des Hyoidbogens mit Haut und Operkularapparat.

Im Schrifttum wird die Constrictor-Aponeurose im Zusammenhang mit der Behandlung der Muskulatur erwähnt oder zeichnerisch dargestellt von VETTER (1878), LUTHER (1938) und KURZ (1925), aber nicht im einzelnen beschrieben. ROSENTHAL (1825) bildet bei *Acipenser sturio* ein Band zwischen Zungenbein und Kiemendeckel ab, das vielleicht mit der oben genannten inneren Schichte des kaudalen Abschnittes identisch ist.

In enger Beziehung zur Constrictor-Aponeurose stehen zwei Bänder, die ihren Ursprung im Rahmen dieser Aponeurose an der Innenseite des „Postorbitalspornes“ nehmen und diesen mit Elementen des Hyoidbogens verbinden. Ich bezeichne sie als Postorbital-Hyomandibular-Band und Postorbital-Symplecticum-Band.

Das **Postorbital-Hyomandibular-Band** (Postorb.-Hmd.Bd., Abb. 3) zieht in enger Verbindung mit der darüber (nach aussen von ihm) liegenden Aponeurose ungefähr parallel mit deren querlaufenden Fasern zum Hyomandibulare, wo es in das den Dorsalrand der Lateralfäche bedeckende Band einmündet; rostral geht es ohne klare Grenzen in eine schwache Faszie über, die das im Winkel dorsal des „Postorbitalspornes“ gelegene reiche Fettlager gegen aussen abschliesst. Das Band ist bisher noch von keinem Autor erwähnt worden. Es stellt eine zusätzliche direkte, allerdings wenig widerstandsfähige und daher praktisch wahr-

scheinlich ziemlich bedeutungslose Verbindung des Hyomandibulare mit dem Schädel dar, die der vom *M. retractor hyomandibularis* verursachten Bewegung entgegenwirkt.

Das *Postorbital-Symplecticum-Band* (Postorb.-Sympl.Bd., Abb. 3, 5), von mehr plattiger als faseriger Be-

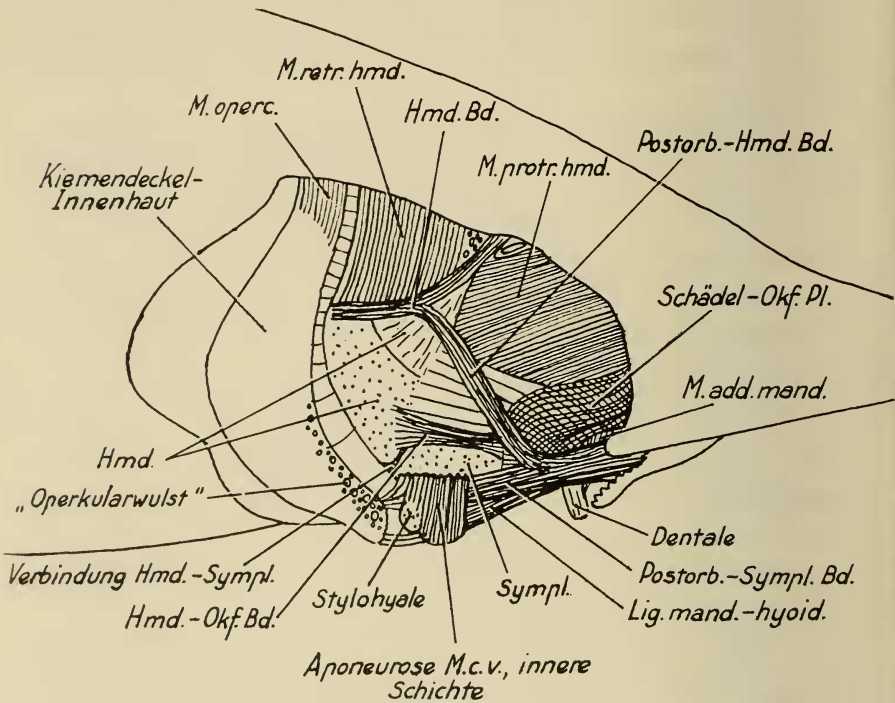


ABB. 3. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, rechts, lateral: Distale Bänder und Muskeln der vorderen Bogen (Operkularapparat und Aponeurose entfernt).

schaffenheit, zieht kaudad und leicht ventrad zum Symplecticum, an dessen Ventralseite es ansetzt. Es ist stärker als das vorige und bietet für den Hyoidbogen eine wahrscheinlich beim Einziehen des Kieferapparates wirksame Verankerung am Schädel.

VETTER (1878) gibt für *Acipenser ruthenus* an (p. 467): „die unterste“ operkulare Knochenplatte „steht durch ein starkes Ligament mit dem Symplecticum und den sub- und postorbitalen Hautknochen in fester Verbindung“. Ein solches Band gibt es bei meinen

Exemplaren nicht, auch VAN WIJHE (1882) vermerkt sein Fehlen bei den von ihm untersuchten Störarten (*Acipenser sturio* und *A. ruthenus*).

Hyomandibular-Kiefer-Schädel-Band

Die Hauptverbindung zwischen diesen Skeletteilen wird durch drei Bindegewebelemente hergestellt, die ineinander übergehen und so eine gewisse Einheit bilden. Die direkte Verbindung zwi-

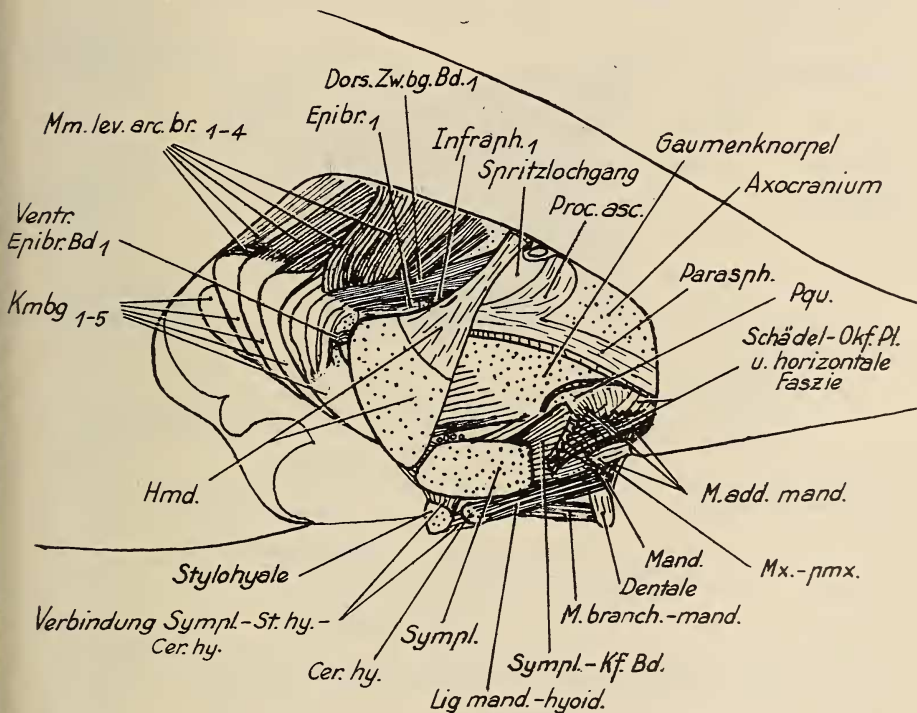


ABB. 4. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, rechts, lateral: Proximale Bänder der vorderen Bogen (distale Muskeln und Bänder entfernt).

schen dem Symplecticum und den Kiefern stellt das Symplecticum-Kiefer-, Band“ dar (Simpl.-Kf.Bd., Abb. 4, 5, 6), eine ausgedehnte Bindegewebsmasse, die mit den Perichondrien der beteiligten Knorpel in Zusammenhang steht, ein unmittelbares Aufeinandertreffen der Knorpel aber verhindert. Es entspringt an

der ganzen rostralen Endfläche des Symplecticum, z. T. auch noch etwas an den Seiten, zieht von hier rostrad, zum Grossteil am Oberkiefer und zwar an der ganzen Länge des Mundwinkelstückes (= Quadratojugale HOLMGREN und STENSJÖ 1936) ansetzend, ventral auch an die Mandibel; auch zwischen Palatoquadratum und

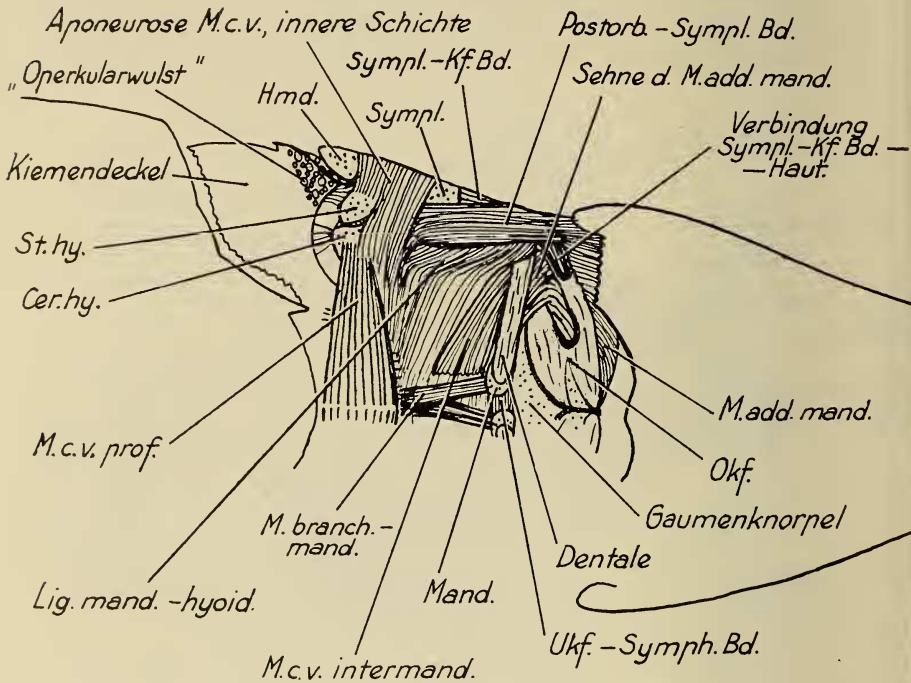


ABB. 5. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, ventral: Bänder an vorderen Bogen (Operkularapparat und oberflächliche Portionen des *M. constrictor ventralis* entfernt).

Mandibularknorpel findet sich solches polsteriges Bindegewebe in schmaler Lage. Von der lateralen Oberfläche des Bandes zieht eine schmale, kräftige bindegewebige Brücke innerhalb vom Postorbital-Symplecticum-Band zu der den Kieferwinkel bedeckenden Haut (Abb. 5). Wie alle diese massigen Bindegewebsteile zwischen aneinanderstossenden Skelettstücken dient es als Stossdämpfer und zur Verhütung von Schädigungen durch frei aneinandertreffende Knorpel; seine auffallend mächtige Ausbildung weist auf seine grosse Bedeutung beim Vorstrecken des Kieferapparates hin, wenn

der vom Hyomandibulare auf das Symplecticum ausgeübte Druck auf den Kieferbogen übertragen wird.

Eine Angabe dieser Gewebsmasse findet sich auf einer Abbildung des Störes von VETTER (1878) und VAN WIJHE (1882) und des Waxdickes (*Acipenser güldenstädti*) von LUTHER (1913), ferner für

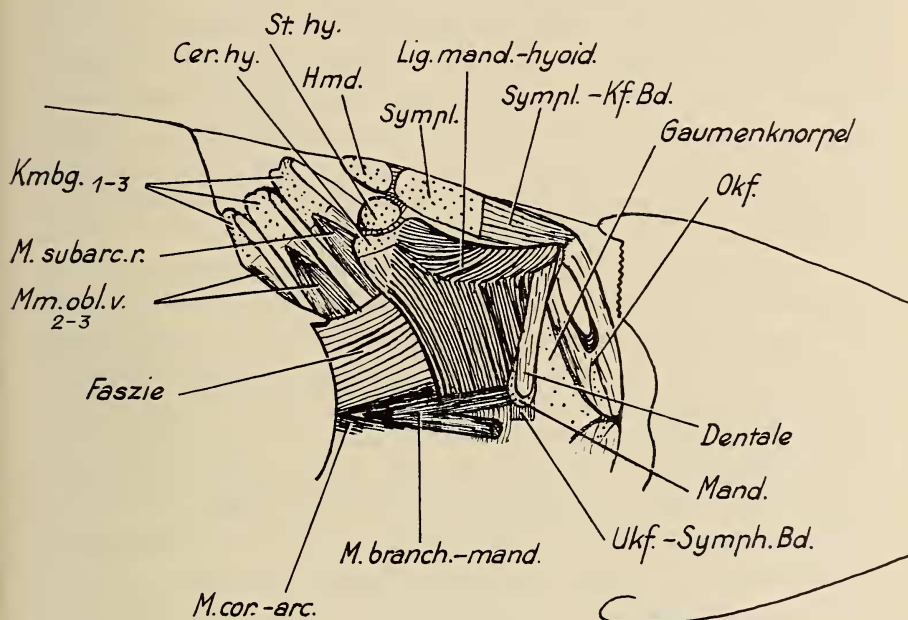


ABB. 6. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, ventral: Lig. mandibulo-hyoideum (Muskeln der vorderen Bogen und Kiemendeckelhaut entfernt).

den Stör (*A. sturio*) bei PARKER (1882) und für *Scaphirhynchus* bei IWANZOW (1887). Einen von VAN WIJHE (1882) erwähnten, darin eingeschlossenen kleinen Knorpel habe ich bei den von mir untersuchten Stücken nicht gesehen.

Von der Aussenseite des breiten ventralen Abschnittes des Hyomandibulare zieht eine im allgemeinen dünne, schwache sehnige Schichte rostrad und ganz wenig ventrad, über den M. protractor hyomandibularis hinweg, aber innerhalb vom Post-orbital-Hyomandibular-Band, bis wieder an den Schädel, wobei sie sich etwas dorsad richtet. Die dorsale Begrenzung dieser Schichte ist etwas verstärkt, besonders tritt aber ein kräftiges

Band im ventralen Abschnitt, knapp dorsal des Symplecticums, hervor, das über dem Ventralende des Hyomandibulare entspringt, rostrad zieht und zum grössten Teil in das Symplecticum-Kiefer-Band einmündet, aber auch schon am Rostralteil des Symplecticums ansetzt und auch während seines Verlaufes mit der Dorsalseite dieses Knorpels eng verbunden ist. Da es über das Symplecticum-Kiefer-Band am Oberkiefer ansetzt, kann man es als *Hyomandibular-Oberkiefer-Band* (Hmd.-Okf.Bd., Abb. 3) bezeichnen. Es spielt als Anheftung des Kieferapparates am Hyomandibulare bei der Rückziehung eine Rolle. LUTHER (1913, 1938) bildet es bei *Acipenser güldenstädti* ab, ohne aber darauf einzugehen, MEINEL (1960) meint wohl dieses Element mit seinem Lig. maxillo-hyomandibulare.

Vom Symplecticum-Kiefer-Band, an dessen Dorsal- und zum Teil auch Lateralseite sie entspringt, und als rostrale Fortsetzung der eben genannten Bindegewebsschichte zieht eine durch Fasern verstärkte und dadurch ziemlich widerstandsfähige Schichte dorsorostrad gegen den Schädel; der eine Teil der Fasern zieht ungefähr in dieser Richtung, der andere quer dazu, zum Teil als Fortsetzung der Fasern der kaudaleren Bindegewebsschichte, wodurch eine enge, netzartige Lagerung zustandekommt. Diese bindegewebige *Schädel-Oberkiefer-Platte* (Schädel-Okf.Pl., Abb. 3, 4) biegt an der Ventralseite gegen innen um und geht in eine Faszie oberhalb des M. adductor mandibulae über; von hier treten zahlreiche fasziöse Stränge an das Axocranium, so eine direkte Verbindung Oberkiefer — Achsens Schädel herstellend. Diese Verbindung erwähnt auch SEWERTZOFF (1928) und stellt ihr die Verhältnisse bei *Scaphirhynchus* gegenüber, bei dem ein richtiges breites Band vom Axocranium zum Palatoquadratum zieht. Die bedeutendere Anheftung des Oberkiefers an das Axocranium stellt aber die Schädel-Oberkiefer-Platte selbst dar, die ventrokaudal des Auges am Axocranium und an der Innenseite des Dermatocraniums befestigt ist. An der Lateralseite ist diese Platte von einer reichen Fettschichte bedeckt. BUGAEV (1929) behandelt in der Schädel-Oberkiefer-Platte offenbar homologes Band in seiner Arbeit über die in dessen Basis am Axocranium bei *Acipenseridae* eingelagerten Knorpelstücke (beim Sterlet ist nur eines vorhanden, das schon von IWANZOW, 1887, genannt wird), ausserdem erwähnt er nochmals (BUGAEV 1930) eine „Befestigung des Ober-

kiefers am Schädel bei den Acipenseriden mittels eines langen, lockeren, der Ausdehnung fähigen Orbitalbands“ (p. 393); als „locker“ kann ich dieses Element bei meinen Stücken aber nicht bezeichnen, ausserdem ist es flächenhaft, auch die Dehnbarkeit ist sicher gering. Platte, Fettgewebe und Knorpel erwähnt auch AYERS (1931) für *Acipenser brevirostrum* und *Scaphirhynchus*.*

Beim Vergleich des Komplikationsgrades der Gaumenknorpel (Postpalatina) und der Knorpel in der Schädel-Oberkiefer-Platte lassen sich nicht zwei parallele Reihen aufstellen, wie es noch BUGAJEW (1930) tat: Der Sterlet steht mit nur einem Knorpelstück im Band zusammen mit *Scaphirhynchus* ganz am Anfang, vor *Acipenser güldenstädti*, in bezug auf den Gaumenknorpelkomplex aber, wie erwähnt, zwischen *Acipenser güldenstädti* und *A. stellatus*.

Die Schädel-Oberkiefer-Platte trägt beim Vorstrecken des Kieferapparates als Antagonist des kaudal ziehenden Ligamentum mandibulo-hyoideum zur richtigen Führung des Oberkiefers mit dem Gaumenkomplex bei.

Der Gaumenkomplex als Ganzes mit dem Oberkiefer und die einzelnen Postpalatina untereinander (allerdings enger und fester) sind durch schmale Zonen von Bindegewebe beweglich miteinander verbunden (AYERS, 1931, beschreibt die Verbindung Gaumenknorpelkomplex — Oberkiefer bei *Acipenser brevirostrum* als fest, bei *Scaphirhynchus* hingegen als lose); auch der Gaumenkomplex steht durch lockeres Bindegewebe, vor allem am kaudalen Rand, mit dem Schädel in Zusammenhang (AYERS, 1931, gibt auch für *Scaphirhynchus* hier einen „Wald von Bindegewebsfasern“ an).**

Bänder am Mandibularbogen

Nur den Kieferbogen betreffende Verbindungen sind die Symphysenbänder an Ober- und Unterkiefer. Das U n t e r k i e f e r - S y m p h y s e n b a n d (Ukf.-Symph.Bd., Abb. 5) ist eine kräftige, in ungefähr gleicher Breite wie der Unterkiefer selbst zwischen den Medialenden beider Hälften ziehende Bindegewebsmasse ohne erkennbare Strukturierung. Sie erlaubt den Unterkieferhälften eine

* Als Bänder zwischen Schädel und Oberkiefer gibt MEINEL (1960) ein Lig. praemaxillo-palatobasale und ein Lig. cranio-metapterygoidale an.

** MEINEL (1960) nennt allgemein für die *Acipenseridae* ein Lig. cranio-postpalatinale.

Beweglichkeit gegeneinander in allen drei Richtungen des Raumes. PARKER (1882), VAN WIJHE (1882), IWANZOW (1887) und FORST (1925) erwähnen diese Verbindung oder stellen sie auf Abbildungen dar.

Von geringerer Bedeutung für die Kieferbewegungen ist das Oberkiefer-Symphysenband (Okf.-Symph.Bd., Abb. 1), das eine festere Verbindung der ja in einer längeren Linie aneinandergrenzenden Oberkieferhälften herstellt; nur gegenseitige Abwinkelungen spielen eine gewisse Rolle. Dieses Band wird von GEGENBAUR (1878), VAN WIJHE (1882), LUTHER (1913 für *Acipenser güldenstädti*) und AYERS (1931, für *Scaphirhynchus*) angegeben.

Bänder am Hyoidbogen

Die Dorsalkante der Aussenfläche des Hyomandibulare wird von einem Band verstärkt, das dorsal über den Knochen bzw. Knorpel hinausreicht und den Ansatz des M. retractor hyomandibularis überdeckt. Dieses Hyomandibularband (Hmd. Bd., Abb. 3), in das auch das Postorbital-Hyomandibular-Band einmündet, setzt sich auf dem schmalen dorsalen Teil fort, geht aber noch vor dem Ansatz des Hyomandibulare am Axocranium in gewöhnliches Perichondrium über. Auch an der Rostralkante der Innenseite, also am Ansatz des M. protractor hyomandibularis, ist das Perichondrium bzw. Periost verstärkt.

Dorsal und rostral steht das Hyomandibulare auch mit der Haut (Spritzloch und Spritzlochgang) in Verbindung. Der Ansatz am Axocranium erfolgt nicht durch einzelne Bänder, sondern das dorsale knorpelige Ende ist mit seinem kräftigen Perichondrium in einer Grube am Knorpel des Axocraniums unmittelbar kaudal des dorsalen Parasphenoidflügels ähnlich wie die einzelnen viszeralen Skeletteile untereinander befestigt, wobei eine Bewegung des Hyomandibulare in kaudorostraler Richtung möglich ist.

Von der Kaudalseite des Hyomandibulare besteht eine fasziöse Verbindung zum kräftigen, von fettigem Gewebe erfüllten Wulst der Kiemendeckelhaut, in dem die Operkularknochen verankert sind, dorsal oberflächlicher, weiter ventral erst in etwas tieferen Lagen. Kräftige Verbindungen dieser Art bestehen auch vom „Operkularwulst“ zum Stylo- und Ceratohyale (Abb. 3). Die breite Laterallfläche des Hyomandibulare am Operkularknopf steht

durch lockere Bindegewebsstränge mit dem darüberliegenden Suboperculare in Verbindung.

Die Verbindung des Hyomandibulare mit dem Symplecticum wird durch gemeinsames Perichondrium mit einer dazwischenliegenden schmalen Schichte massigen Bindegewebes hergestellt

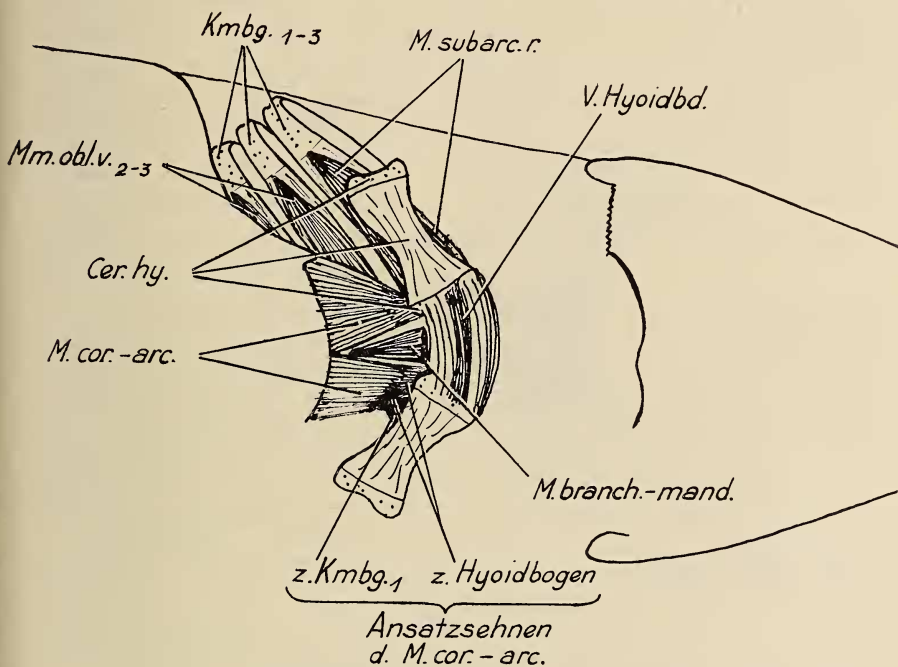


ABB. 7. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, ventral: Hyoid und vordere Kiemenbögen (Kiefer- und dorsaler Hyoidbogen entfernt).

(die breite Ausbildung wie beim Stör, *Acipenser sturio*, auf der Zeichnung von VAN WIJHE, 1882, trifft für den Sterlet nicht zu). Auf diese Art sind auch die Verbindungen vom Symplecticum zum Stylohyale und vom Stylohyale zum Ceratohyale gebaut.

Die medialen Enden der beiden Ceratohyalia sind ventral durch eine Bindegewebsplatte miteinander verbunden, die ungefähr in ihrer Mitte durch sehnige Fasern verstärkt wird (Ventrals Hyoidband, V. Hyoidbd., Abb. 7).

Ein kurzes, aber kräftiges Band (Cerato-Hypohyalband, Cer.-Hypohy.Bd., Abb. 8) entspringt an der Kaudalseite

des Ceratohyal-Medialendes, zieht, sich etwas dorsad wendend, am Knorpel entlang und setzt an der benachbarten Kaudalfläche des Hypohyale an. Es ist als Lageband zwischen den beiden Skelettstücken anzusehen und spielt damit auch bei der Verbindung Hyoidbogen — Kiemenkorb eine Rolle. Seine Bedeutung liegt

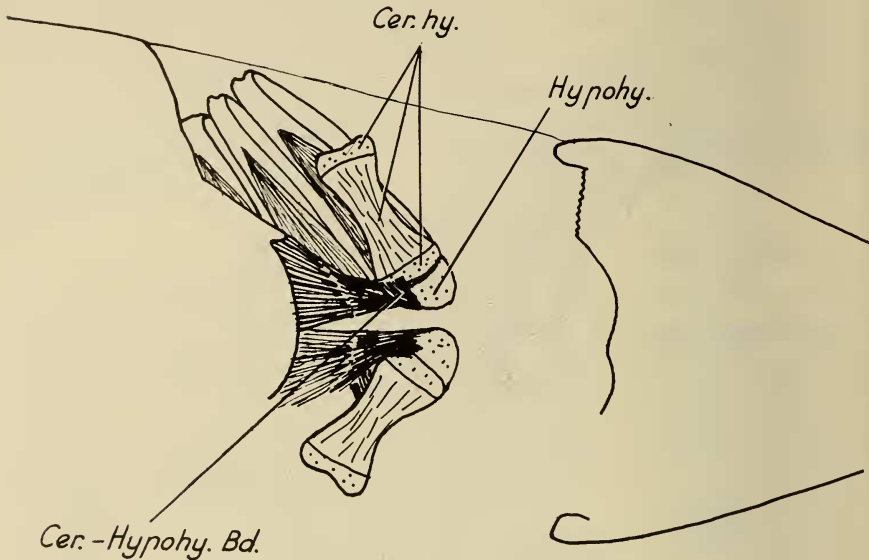


ABB. 8. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, ventral: Bänder und Sehnen am Hyoidbogen (oberflächliche Verbindungen am Hyoidbogen entfernt).

darin, dass es beim Vorziehen des Hyoidbogens eine weitgehende Trennung von Cerato- und Hypohyale verhindern hilft und so den 1. Kiemenbogen auch mit nach rostral bewegt. Funktionell lässt es sich also grob mit dem 1. Dorsalen Zwischenbogenband vergleichen und mit den Ventralen Zwischenbogenbändern in eine Reihe stellen. Für *Scaphirhynchus* erwähnt IWANZOW (1887), dass die Hypohyalia „mit anliegenden Bildungen durch Bänder verbunden sind“ (p. 22).

Ventrale Verbindung Hyoidbogen — Mandibularbogen

Ein kräftiges, kompliziert gebautes Band (Ligamentum mandibulo-hyoidum, Lig. mand.-hyoid., Abb. 3, 4, 5, 6)

verbindet das Lateralende des Ceratohyale mit dem Lateralende der Mandibel. Zu den Fasern, die diese Verbindung herstellen, treten aber noch andere, die in dünnen Lagen den gesamten Raum zwischen Ceratohyale, dem Hauptstrang des Bandes und dem Unterkiefer beider Körperhälften unmittelbar ventral der Mundbodenhaut ausfüllen.

Wir müssen also unterscheiden: a) Fasern, die am lateralen Endknorpel des Ceratohyale entspringen, ein kräftiges Bündel bilden und am Lateralende des Unterkiefers, sowohl ventral, am Dentale, als auch kaudal bis dorsal am Mandibularknorpel, ansetzen; die einzelnen Fasern ziehen aber nicht in gerader Linie von Knorpel zu Knorpel, also nicht genau kaudo-rostrad, sondern auch etwas laterodorsad, sind also um die Hauptachse des Ligamentes etwas gewunden.

b) Eine Schichte von Fasern, die von den eben erwähnten Fasern des Hauptstranges und auch direkt vom Ceratohyale, auf dessen Ventralseite sie auch aufliegen, in medialer und auch etwas rostraler Richtung ziehen. In der Körpermitte liegen sie direkt der Mundbodenhaut an, die durch sie verstärkt wird; die rostralsten Fasern setzen am Kaudalrand des Unterkiefers an.

c) Eine ganz dünne und schwache Lage von Fasern, die ventral von den unter (b) erwähnten Fasern liegen, vom Hauptstrang ausgehen, wo sie parallel zu dessen Fasern ziehen, dann leicht kaudad und vor allem mediad gerichtet die darunterliegenden Fasern überkreuzen.

Von der Oberfläche dieses Bandes am Ceratohyale ziehen auch Fasern in die Aponeurose des *M. constrictor ventralis*. Zwischen der Mundbodenhaut einerseits und dem *Lig. mandibulo-hyoideum* (und zwar dem Hauptstrang und dem lateralen Abschnitt des flächigen Teiles) andererseits, die miteinander fest verbunden sind, befindet sich Fett.

Dieses Band stellt die wichtigste ligamentöse Beziehung zwischen Hyoid- und Mandibularbogen dar; es spielt beim Vorstrecken des Kieferapparates eine Rolle, wobei es den Unterkiefer kaudad zieht und damit den Kieferapparat in die richtige Bahn lenkt, ausserdem wohl bei der Oeffnung des Maules.

VAN WIJHE (1882) erwähnt dieses Band (unter dem gleichen lateinischen Namen) für die Fische und Amphibia im allgemeinen und bildet es auch bei *Acipenser sturio* ab, allerdings als einfachen,

normal strukturierten Strang. VETTER (1878) wieder spricht von „aponeurotischen Verbindungen mit dem medialen Ende der hintern Visceralbogen“, die „die freie Mitte des Unterkiefers passiv“ zurückhalten (p. 480), womit wahrscheinlich die unter (b) genannte Faserschichte gemeint ist. Ein von LUTHER (1913) bei *Acipenser güldenstädti* abgebildetes Band, das am Stylohyale entspringt und parallel dem Symplecticum rostrad zieht, dürfte dieses Ligament darstellen. KURZ (1925) erwähnt das Ligament beim Jangtse-Stör, AYERS (1931) bei *Scaphirhynchus*. Es ist wohl mit dem von MEINEL (1960) angeführten Lig. mandibulo-ceratohyale identisch.

2.) Die Verbindungen der Kiemenbogenelemente untereinander und mit Axocranium und Hyoidbogen:

Ganz allgemein bestehen alle unmittelbaren Verbindungen von Bestandteilen der Kiemenbogen, ähnlich wie die der vorigen Bogen, aus dem Perichondrium mit dazwischenliegendem Polster. An manchen Stellen ist dieses Perichondrium zu mehr oder weniger deutlich abgegrenzten Ligamenten verstärkt, ausserdem gibt es noch freie Ligamente zwischen Skelettstücken verschiedener Bogen bzw. dem Axocranium.

Die dorsalen Zwischenbogenverbindungen (Dors. Zw.bg.Bder.,
Abb. 4, 9-11)

Die dorsalen Abschnitte des Hyoid-, 1., 2., 3. und 4. Kiemenbogens sind durch je ein deutliches Band untereinander verbunden. Das rostralste dieser Bänder (Abb. 4, 9) entspringt an der Dorso-kaudalseite des schmalen dorsalen Teiles des Hyomandibulare bis zu dessen Ansatzpunkt am Schädel, ungefähr an der Grenze Knochen-Knorpel, und zieht kaudad gegen den ersten Kiemenbogen. Noch bevor es hier ansetzt, münden in einem gegen rostral spitzen Winkel von dorsal her Fasern ein, die am Axocranium, knapp kaudal des Hyomandibular-Ansatzes und unmittelbar rostral des M. levator arcus branchialis 1 — Ursprunges, und zu einem sehr kleinen Teil an der Grenze zwischen Suprapharyngo- und Epibranchiale 1 entspringen. Das Band zieht nun als Auflageband auf der Dorsalfläche des Epibranchiale lateral vom Ansatz des M. levator arcus branchialis kaudad und geht am Kaudalende und auch im mittleren Teil der Lateralseite des Epibranchiale in

das hier reichlich vorhandene massige Bindegewebe über, das in letzterem Falle sehr fest mit dem Knochen verbunden ist.

Das 2. Dorsale Zwischenbogenband (Abb. 9) entspringt an Suprapharyngo- und Epibranchiale 1, ein fast im rechten Winkel von dorsal her einmündender Ast am Axocranium zwischen den

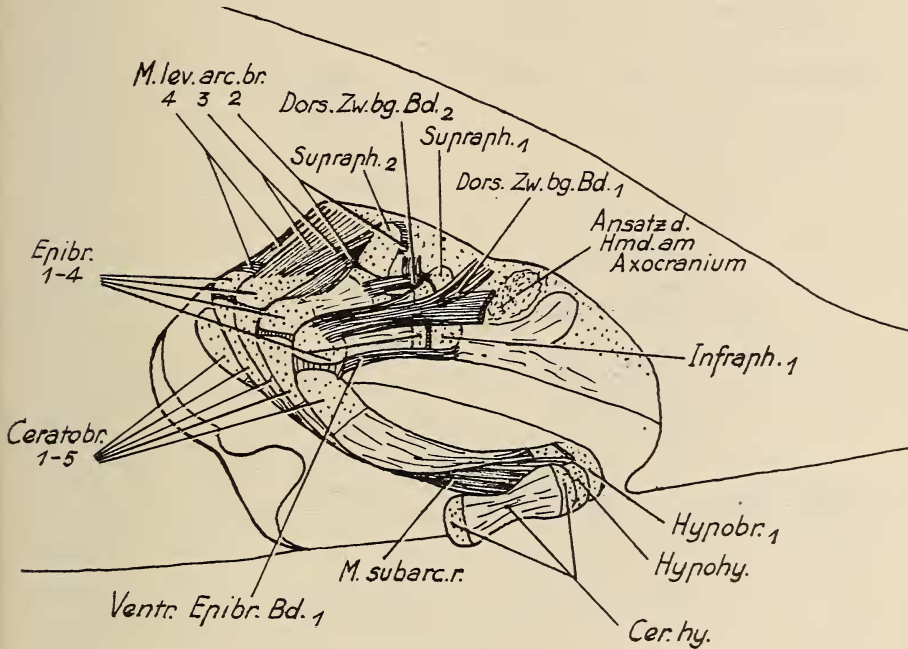


ABB. 9. — *Acipenser ruthenus*.
Kopf, rechts, lateral: 1. und 2. Kiemenbogen (Mandibular- und Hyoidbogen entfernt).

Ansatzstellen der Suprapharyngobranchialia der beiden ersten Bogen, und setzt am Infrapharyngobranchiale 2 (einige oberste Fasern auch auf dem Epibranchiale 2) an. Eine Fortsetzung gegen kaudal als sehniges Auflageband besteht nicht, es wird durch das massige, fettige Bindegewebe ersetzt.

Vom Supra- und Epibranchiale 2 zieht das 3. Dorsale Zwischenbogenband (Abb. 10) kaudad an die Dorsalseite des (Infra)pharyngobranchiale 3. Eine Verbindung zum Axocranium ist nicht vorhanden.

Schliesslich zieht noch ein schwaches 4. Dorsales Zwischenbogenband (Abb. 11) vom Epi- und (Infra)pharyngobranchiale 3 zum

Epibranchiale 4, wo es ungefähr in der Mitte an der Dorsolateralseite ansetzt; es wird von unstrukturiertem fettigem Bindegewebe verstärkt.

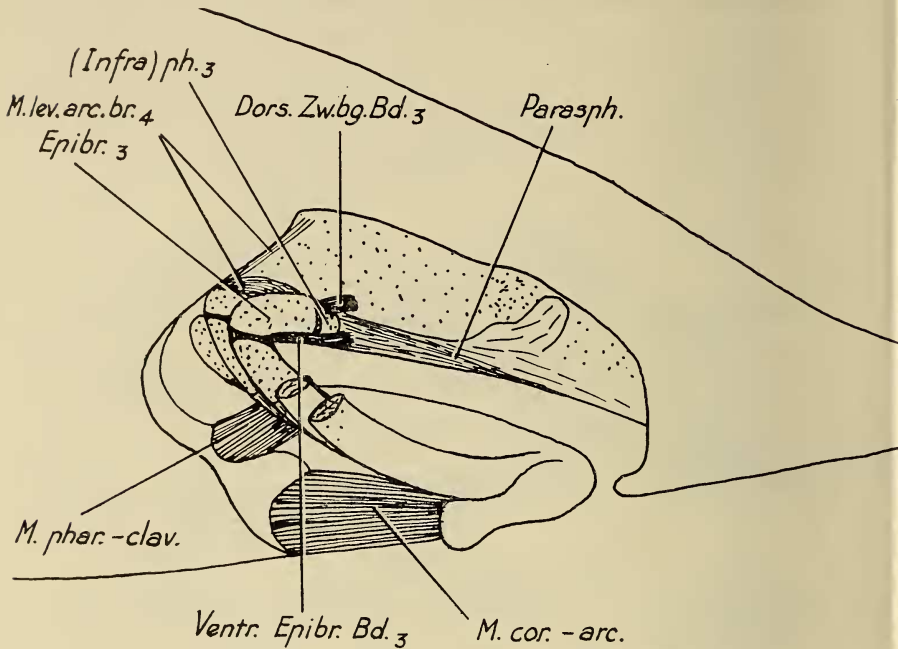


ABB. 10. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, rechts, lateral: 3. Kiemenbogen (1. und 2. Kiemenbogen entfernt)

Aehnlich wie die anderen Elemente des dorsalen Viszeralapparates zeigen auch die Bänder eine Verschiedenheit je nach Bogen, wobei, übereinstimmend mit den Skelettstücken*, aber entgegen der unregelmässigen Muskulatur, die Komplikation von

* Entgegen der Angabe von HOLMGREN und STENSIÖ (1936) (die sich vielleicht auf *Acipenser güldenstädti* bezieht), dass der 1., 2. und 4. Kiemenbogen Supra- und Infra-, der 3. nur ein Suprapharyngobranchiale haben, fand ich bei den von mir untersuchten Tieren je ein Supra- und Infrapharyngobranchiale am 1. und 2., nur ein (Infra)pharyngobranchiale am 3., keines am 4. Kiemenbogen. Diese Verhältnisse geben auch SEWERTZOFF (1928) für den adulten *Acipenser ruthenus*, GEGENBAUR (1887, 1898), PARKER (1882), VAN WIJHE (1882), WIEDERSHEIM (1909) und BÜTSCHLI (1921) für *A. sturio*, MARINELLI 1936 mit einer Abbildung nach HATSCHKE für eine nicht näher bestimmte *Acipenser*-Art an.

rostral nach kaudal abnimmt. Die Dorsalen Zwischenbogenbänder dienen in der Hauptsache dem Zusammenhalt des Kiemenkorbes und der Vereinheitlichung der Bewegungen der Kiemenbogen untereinander und mit dem Hyoidbogen, daneben auch als direkte oder indirekte Anheftung am Axocranium.

Eine ligamentöse Verbindung vom „hinteren“ (anscheinend Supra-) Pharyngobranchiale 1 zum Axocranium wird schon von KITTARY (1850) für *Acipenser sturio*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti* (? = *A. „schypa“*), *A. stellatus* und *Huso huso* erwähnt; daneben gibt er für die gleichen Arten noch eine Cranialverbindung zum „vorderen“ (wohl Infra-) Pharyngobranchiale 2 an. VAN WIJHE (1882) erwähnt die Dorsalen Zwischenbogenbänder für *Acipenser sturio* und *A. ruthenus* mit der Angabe, dass die anderen Kiemenbogen am 1. Kiemenbogen durch Bänder befestigt sind; seine Beobachtung, dass die Bänder „desto länger sind, je weiter man nach hinten kommt“ (p. 226), kann ich für meine Sterlete nicht bestätigen. Eingehender hat sich mit ihnen WOSKOBOJNIKOW (1914) beschäftigt, der sie auch von *Acipenser sturio* abbildet. Dabei ergeben sich zu dem von mir untersuchten Sterlet Unterschiede: Zumindes am 2. Kiemenbogen gibt es bei *Acipenser sturio* neben dem eigentlichen Zwischenbogenband, das am Infrapharyngobranchiale 2 ansetzt (von WOSKOBOJNIKOW als „Lig. 1“ bezeichnet), ein „Lig. 2“, das an der Lateralseite Infrapharyngo- und Epibranchiale 2 miteinander verbindet; es ist beim Sterlet nicht ausgebildet. Bei *Scaphirhynchus* sind die „oberen Theile der Visceralbogen“ nach IWANZOW (1887, p. 19) durch Bänder mit dem Axocranium verbunden; für wie viele Kiemenbogen das zutrifft, geht aus dieser Angabe nicht hervor, doch ist wahrscheinlich mindestens der 5. nicht direkt am Axocranium befestigt.

*Die Ventralen Epibranchialbänder (Ventr. Epibr. Bder.,
Abb. 4. 9-12)*

Bei den ersten drei Kiemenbogen treten an der Ventralseite des Dorsalabschnittes, von den Skelettstücken nur durch Fettschichten getrennt, kräftige, sehnige Bänder auf, die an der Ventralseite des Parasphenoids entspringen. Infrapharyngo- und Epibranchiale entlang ziehen und schliesslich im Winkel zwischen Epi- und Ceratobranchiale jedes der drei Bogen an der perichondrialen Verbindungs-

stelle ansetzen. Dem vierten Kiemenbogen fehlt dieses Band in seiner vollen Ausprägung; das Proximalende des Epibranchiale 4 steht aber genauso durch ein Band an der Ventralseite mit dem Schädel in Verbindung, das Band setzt sich aber nicht am 4. Kiemenbogen fort, sondern zieht weiter rostrad und mündet in das

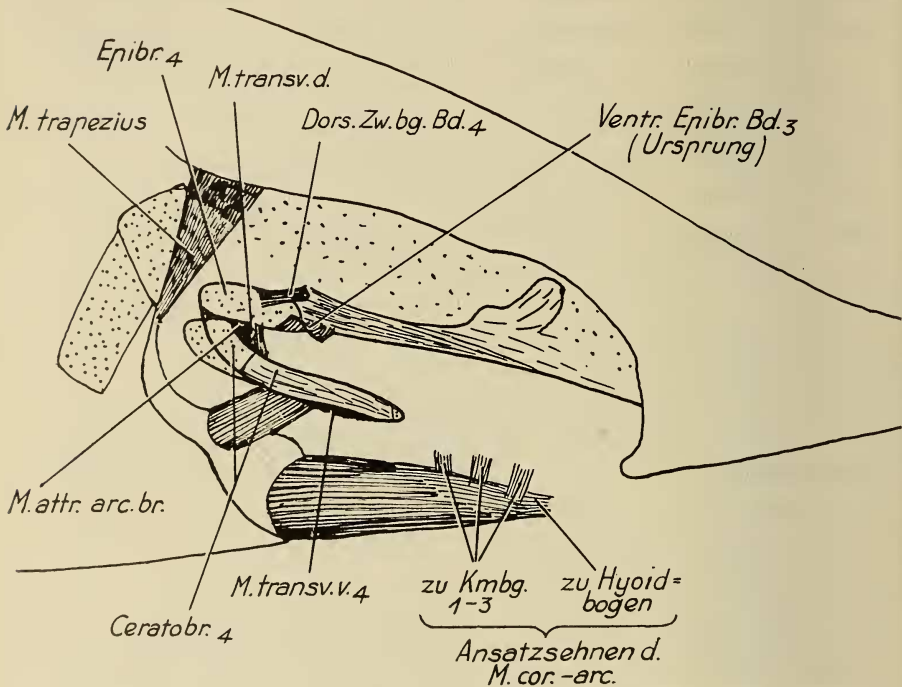


ABB. 11. — *Acipenser ruthenus*.

Kopf, rechts, lateral: 4. Kiemenbogen (3. Kiemenbogen entfernt).

3. Ventrale Epibranchialband ein. Diese Bänder bilden also nicht nur eine Stärkung und Verbindung des Dorsalabschnittes der (ersten drei) Bogen, sondern gleichzeitig auch eine sehnige Verankerung (der vier ersten Bogen) am Schädel. Das 2. Ventrale Epibranchialband wird von VAN WIJHE (1882) für *Acipenser sturio* und *Acipenser ruthenus* und von KURZ (1925) für den Jangtse-Stör als Verbindung des Infrapharyngobranchiale 2 mit dem lateralen Rand des Parasphenoids erwähnt.

Die Verbindungen an den einzelnen Kiemenbogen

Einen direkten Ansatz am Axocranium, wie es beim Hyomandibulare der Fall ist, gibt es nur bei den beiden Suprapharyngobranchialia und beim Infrapharyngobranchiale 1. Diese Feststellung stimmt mit der Angabe von HOLMGREN und STENSIÖ (1936) überein, nicht aber mit der von VAN WIJHE (1882), nach dem nur der 1. Bogen (und zwar sowohl Supra- als auch Infrapharyngobranchiale) mit dem Schädel unmittelbar in Verbindung steht. Die Infrapharyngobranchialia 2 und 3 und das Epibranchiale 4 stehen, abgesehen von den oben erwähnten Bändern, nur durch lockeres Bindegewebe mit dem Achsenchädel in Verbindung.

Eine Differenzierung der perichondrialen Verbindung zwischen einzelnen Knorpelstücken gibt es an der Grenze von Epi- und Ceratobranchiale bei den ersten drei Kiemenbogen. Die drei Kanten des Ceratobranchiale werden durch gegen das Kaudalende zu aus dem Periost bzw. Perichondrium hervorgehende sehnige Auflagebänder verstärkt. Das Band der Dorsalseite (*Dorsales Ceratobranchialband*, Dors.Cer.br.Bd., Abb. 12) zieht vor dem Ende des Knorpelstückes, wo sich die Kante immer mehr zu einer Dorsalfläche ausweitet, schräg gegen innen und vereinigt sich noch auf dem Ceratobranchiale mit dem die Innenkante begleitenden Band (*Mediales Ceratobranchialband*, Med.Cer.br.Bd., Abb. 12); es setzt sich nun über das Gelenk hin fort und an der Medialseite des Epibranchiale an, indem es hier in das Periost bzw. Perichondrium übergeht. Das Band an der Aussenkante des Ceratobranchiale ist nur schwach differenziert und geht in der Gelenkregion wieder im Perichondrium auf. Mit dem Ventralen Epibranchialband hängt keines dieser Bänder zusammen; es ist eine selbständige Bildung. Am 4. Kiemenbogen mit seinem *M. attractor* (= *M. adductor*) *arcus branchialis* fehlen diese Ligamente.

Am rostralen Ende des Ceratobranchiale 1 (in schwächerer Ausbildung auch am Ceratobranchiale 2) finden wir an der Grenze von Cerato- und Hypobranchiale ähnliche Verhältnisse wie die eben beschriebenen am kaudalen: Von der Dorsalkante, die sich auch hier zu einer Dorsalfläche erweitert, zieht ein Auflage„band“ an die Aussenseite und auf das Hypobranchiale; hier setzt es sich in der Sehne 1* des *M. coraco-arcualis* fort.

* Ansatzsehne am 1. Kiemenbogen (Hypobranchiale 1)

Die Ventralen Zwischenbogenbänder (Ventr.Zw.bg.Bder.,
Abb. 12, 13)

Wie es dorsal zwischen den einzelnen Kiemenbogen Bandverbindungen gibt, treten auch ventral welche auf, allerdings nicht

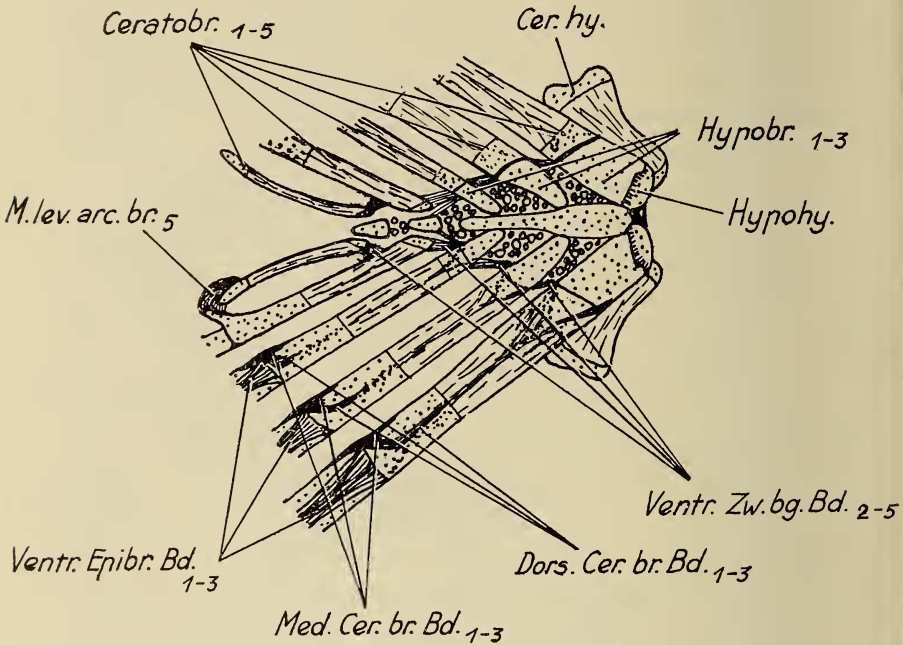


ABB. 12. — *Acipenser ruthenus*.

Kiemenkorb, Ventralseite von innen (dorsal), Bogen nach aussen geklappt.
Muskulatur zum Grossteil entfernt.

zwischen Hyoidbogen, der ja unmittelbar mit dem Kiemenkorb verbunden ist (s. unten), und 1. Kiemenbogen. Um aber die Einheit zu wahren, zähle ich die Bänder auch hier nach dem kaudal von ihnen gelegenen Kiemenbogen, bezeichne also das Band zwischen 1. und 2. Kiemenbogen als 2., obwohl es eigentlich das erste wäre.

Die Bänder entspringen jeweils an der Grenze zwischen Hypo- und Ceratobranchiale des (1.-3.) Kiemenbogens und setzen am Lateralrand, nahe dem Kaudalende, des kaudal folgenden Hypo-

branchiale an; das 4. Ventrale Zwischenbogenband setzt knapp am Rostralende des Ceratobranchiale 4 an, mediale Fasern ziehen auf das Basibranchiale 2 und darüber hinweg.

Komplizierter sind die Verhältnisse am 4. und 5. Kiemenbogen. Die Ventralseite des Ceratobranchiale 5 wird von einem kräftigen

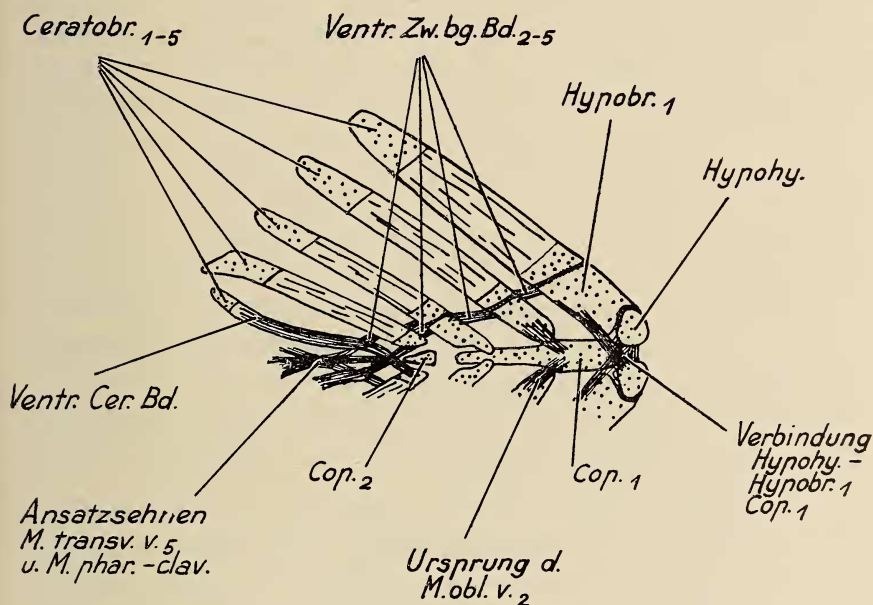


ABB. 13. — *Acipenser ruthenus*.

Kiemenkorb, ventral (Aussenansicht): Bänder (Muskulatur entfernt).

Auflageband (Ventrales Ceratobranchialband, V.Cer.Bd., Abb. 13) begleitet, das sich über das Rostralende des Knorpels hinweg fortsetzt, sich in der Mediane mit dem gegenüberliegenden verbindet und dabei auch die Sehne vom *M. pharyngo-clavicularis* bzw. *M. transversus ventralis* 5 aufnimmt. Die Fasern ziehen nun, einander überkreuzend, laterorostrad zum Rostralende des Ceratobranchiale 4, wo sie an der Medialseite ansetzen. Dieses Band wird auch von VETTER (1878) als Ansatzpunkt für die genannten Muskeln angegeben. An den vorderen Bogen lässt sich damit höchstens das verstärkte Perichondrium, das Hypo- und Basibranchiale miteinander verbindet, vergleichen. Dem eigent-

lichen Ventralen Zwischenbogenband entspricht ein Band, das vom Auflageband unmittelbar am Rostralende des Ceratobranchiale 5 abzweigt und zum Ceratobranchiale 4 zieht.

Die Verbindung der Basalteile

Die Basibranchialia sind untereinander und mit den ventralen Enden der Kiemenbogen in der Hauptsache durch das Perichondrium verbunden, das ventral an der Innenseite des Hypobranchiale 1 und als Fortsetzung des sehnigen Ansatzes des *M. obliquus ventralis* 2 am Hypobranchiale 2 bandartig verstärkt ist und so auf das Basibranchiale 1 zieht. Die Zwischenräume zwischen Basi- und Hypobranchialia, vor allem der zwei ersten Kiemenbogen, sind durch fetthaltiges Bindegewebe ausgefüllt, wodurch die Bewegungsmöglichkeit der Kiemenbogen eingeschränkt wird.

Etwas abweichend ist die Anheftung des Hypohyale am Kiemenkorb: Zwischen den beiden Hypohyalia und zwischen Hypohyale und Basibranchiale 1 und auch Hypobranchiale 1 ist eine stärkere Lage des massigen, polsterbildenden Bindegewebes eingeschaltet, wie es am Hyoidbogen mehrfach, an den Kiemenbogen in dieser Ausdehnung aber nicht auftritt.

Für *Scaphirhynchus* erwähnt IWANZOW (1887) eine Verbindung des Hypohyale „mit anliegenden Bildungen durch Bänder“ (p. 22), und zwar die Befestigung der Hypohyalia durch Bänder am vorderen Rande des ersten Basibranchiale, AYERS (1931) bildet bindegewebige Verbindungen zwischen den Copulae ebenfalls für *Scaphirhynchus* ab (Fig. 22, p. 353). PARKER (1882) erwähnt für *Acipenser sturio* faseriges Gewebe zwischen Hypohyale und Basibranchiale 1 und bildet es zwischen den kaudalen Copulae ab.

DER MECHANISMUS DES VISZERALAPPARATES UND DIE FUNKTION DER BÄNDER

Meist im Rahmen der Behandlung der Muskulatur beschäftigen sich einige Autoren auch mehr oder weniger ausführlich mit der Mechanik des Viszeralapparates (VETTER 1878, LUTHER 1913 und 1938, KURZ 1925, WOSKOBOINIKOFF 1932, MEINEL 1960, auch AYERS 1931). Die Angaben dieser Autoren widersprechen aber einander vielfach, auch gibt keiner ein vollständiges Bild des ge-

samten Bewegungsablaufes und der Rolle aller beteiligten Muskeln. Ich habe daher versucht, soweit es bei konserviertem Material möglich ist, den Verlauf der Bewegungen des Viszeralapparates darzustellen (Abb. 14, 15), wobei die Funktion der Bänder besonders berücksichtigt werden sollte, doch erstreckte sich meine eigene Untersuchung auch auf die Muskulatur und das Skelett.

Der Viszeralapparat dient zwei Hauptfunktionen, denen auch die zeitlichen Phasen des Bewegungsablaufes entsprechen: der Aufnahme von Nahrung und Atemwasser durch den Mund und der Abgabe von Wasser durch die Kiemenspalten bzw. der Schluckbewegung.

Diese Aufgaben werden von zwei Bewegungszentren durchgeführt, dem Hyomandibulare (mit Kiefer- und Operkularapparat) und dem Kiemenkorb, zwischen denen Stylo-, Cerato- und Hypohyale das Bindeglied darstellen; beide Zentren sind durch Bänder und Muskeln miteinander verbunden, sodass ihre Bewegungen in gegenseitiger Abhängigkeit verlaufen.

Bei der Durchleitung von Atemwasser durch den Kiemenapparat der Fische können wir mit WOSKOBOINIKOFF (1932) zwei mechanische Systeme unterscheiden: Druckpumpe und Saugpumpe. Beim System der Druckpumpe wird das Atemwasser aus der Mund-Kiemendarm(Rachen)höhle durch Verengung dieser Höhle bei geschlossenem Maul durch die von den Kiemenblättchen erfüllten Kiemenspalten hindurchgepresst. Beim System der Saugpumpe wird das Atemwasser durch die Abduktion des Operkularapparates aus der Mund-Kiemendarmhöhle durch die Kiemenspalten in den Raum zwischen Kiemenbogen und Operkularapparat, die laterale Kiemenhöhle, eingesogen und durch die Adduktion des Operkularapparates ausgepresst, wobei die Kiemenblättchen in den Kiemenspalten das Widerlager bilden. Dazu ist es notwendig, dass die laterale Kiemenhöhle von der Aussenwelt abgeschlossen werden kann, ferner, dass die Kiemenblättchen der benachbarten Kiemenbogen aneinanderschliessen und so ein enges Gitter zwischen innerer Mund-Kiemendarmhöhle und lateraler Kiemenhöhle bilden, wofür wieder eine feststehende Entfernung der Kiemenbogen voneinander Voraussetzung ist. Die zweite dieser Bedingungen ist bei den Stören wohl erfüllt (WOSKOBOINIKOFF 1932: die Zwischenbogenbänder spielen bei der Erhaltung der gegenseitigen Lage der Bogen die Hauptrolle), die erste nur zu einem Teil, im ventralen

Bereich: Dorsal klafft beim Sterlet ständig eine verhältnismässig breite Lücke zwischen dem Hinterrand des Suboperculare und dem Schultergürtel, der die kaudale Begrenzung des Kiemenraumes

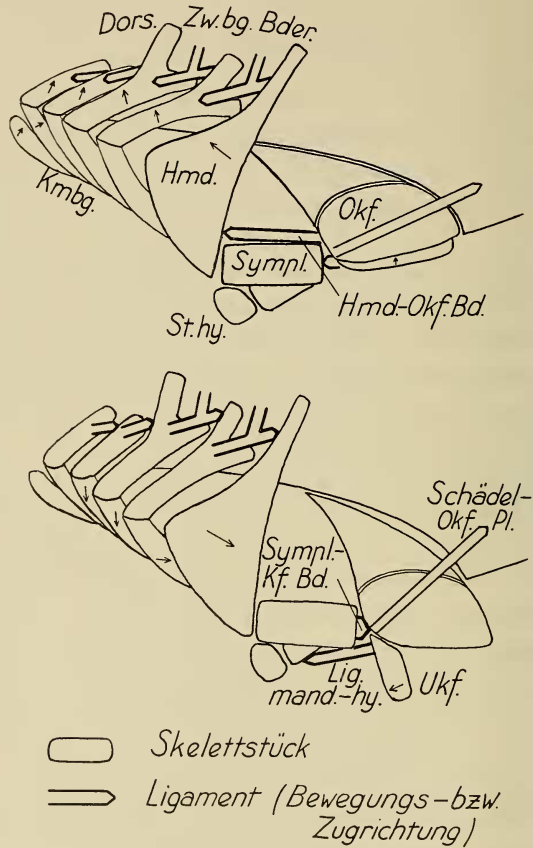


ABB. 14. — *Acipenser ruthenus*.

Schema der Bewegungen des Viszeralapparates, lateral. Oben: Ausgangsstellung (Ende der 2. Phase).

Unten: Ende der 1. Phase. Die Pfeile in den Skelettstücken geben deren Bewegungsrichtung an, soweit sie von Muskeln direkt bewegt werden.

bildet. Es tritt daher die Saugpumpe gegenüber der Druckpumpe sehr weitgehend zurück.

Im einzelnen lassen sich nun folgende Phasen unterscheiden:

1.) Vorziehen und Oeffnen des Maules, Erweiterung der Mund- und Kiemenhöhle:

a) Der *M. protractor hyomandibularis* bewegt das mit dem Dorsalende am Axocranium abgestemmte und durch dessen Anheftung daran nur in rostro-kaudaler Richtung bewegliche Hyomandibulare um eine durch den Anheftungspunkt senkrecht zur Hauptachse des Schädels gehende Achse rostrad. Dadurch wird das Symplecticum rostrad gedrückt und damit wieder, über das starke Symplecticum-Kiefer-Band, der Oberkiefer nach vorne und

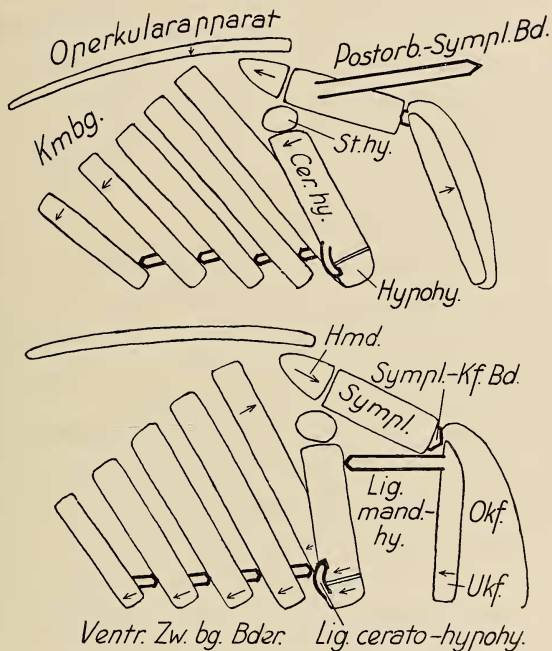


ABB. 15. — *Acipenser ruthenus*.

Schema der Bewegungen des Viszeralapparates, ventral. Sonstige Erklärungen wie für Abb. 14.

unten geschoben, da durch die Vorwölbung des Axocraniums eine achsenparallele Rostradbewegung nicht möglich ist. Der Ablauf dieser Bewegung wird durch die Lage der einzelnen Skelettstücke zueinander, die im Querriss ein Viereck aus Hyomandibularia, Symplectica und Oberkiefer-Gaumenknorpel bilden, gewährleistet; nur die Drehung von Oberkiefer-Gaumenknorpel um eine quere, durch ihre Verbindungsstellen mit den Symplectica gehende Achse wird dadurch nicht betroffen: Durch den Druck des Symplecticums

gegen rostral würde die Rostralkante des Oberkiefers ventral des Schädelunterrandes wieder etwas dorsad gerichtet und damit der Gaumenknorpel von der Wölbung des Axocraniums abgehoben werden. Hier greifen dann Bänder regulierend ein, wie unten dargestellt werden wird.

Die Kontraktion des *M. protractor hyomandibularis* bewirkt auch eine gewisse Abduktion des Operkularknopfes des Hyomandibulare und damit ein Abheben des Operkularapparates von den Kiemen. Vor allem durch die Ligamentverbindungen nimmt der Kiemenkorb an dieser Bewegung teil. Dorsal werden die Kaudalenden der Epibranchialia durch die Dorsalen Zwischenbogenbänder ebenfalls gegen rostral und damit auch gegen lateral zu bewegt. Ventral wird das Vorschwenken des Hyomandibulare über das Stylohyale auf das distale Ende des Ceratohyale übertragen; dieses würde sich nun vom Hypohyale, das mit dem Kiemenkorb fest verbunden ist, an der Kaudalseite abheben. Hier befindet sich aber das kräftige Cerato-Hypohyal-Band, das eine solche Trennung verhindert und dadurch den 1. Kiemenbogen mit nach vorne zieht. Ausserdem bewegt der *M. subarcualis rectus* das Ceratobranchiale 1 rostrad und laterad um eine durch dessen Basis gehende Achse. Das Ceratobranchiale 1 macht daher eine Schwenkung, die der des Epibranchiale entspricht; der Lateralteil des Kiemenbogens wird also dorsal und ventral gleichsinnig nach vorne und aussen gedreht. Durch die weiteren Dorsalen und Ventralen Zwischenbogenbänder machen die folgenden Kiemenbogen diese Bewegung mit, wobei wohl die Ventralen Epibranchialbänder die wichtigsten Mittel zur Fixierung gegenüber dem Achsenschädel sind.

b) Wohl ziemlich gleichzeitig werden der Hyoid- und die Kiemenbogen mitsamt ihrer Basis durch den *M. coraco-arcualis* (und den *M. pharyngo-clavicularis*) nach kaudal und etwas nach ventral gezogen; bei der Senkung des Hyoids muss auch das Ventralende des Hyomandibulare nach unten (WOSKOBOINIKOFF 1932), dadurch wirkt dieser Muskel als Antagonist des *M. retractor hyomandibularis* auch bei der Rostradbewegung des Hyomandibulare etwas mit. Während durch die oben geschilderten Folgen der Kontraktion des *M. protractor hyomandibularis* das Ceratohyale und die ventralen Abschnitte der Kiemenbogen mit ihren dorsalen Enden nach rostral bewegt werden, tritt nun eine Kaudadbewegung

der ventralen Enden hinzu, wodurch die Lateraddrehung der ganzen Bogen und die daraus sich ergebende Erweiterung der Kiemendarmhöhle verstärkt werden. Auch die *Mm. obliqui ventrales* sind an der Erweiterung beteiligt, indem sie ihre Kiemenbogen etwas ventrad ziehen. Ein genauer Zeitpunkt ihrer Wirkung lässt sich aber nicht feststellen; möglicherweise leiten sie schon zwischen 2. und 1. Phase die Senkung der Bogen ein.

Die Zwischenschaltung eines Stylohyale erlaubt dem Ceratohyale eine stärkere Kaudadbewegung als bei direkter Anheftung am Symplecticum; dabei wird das *Lig. mandibulo-hyoideum* mit kaudad gezogen. Ein Teil der Fasern dieses Ligamentes zieht, als Unterstützung des *M. branchio-mandibularis*, den Unterkiefer kaudad und öffnet so das Maul. Der Hauptstrang des Ligamentes wirkt dem Druck des Symplecticums auf den Kieferapparat entgegen und zieht den Unterkiefer in der Gelenkregion und damit auch den Kieferbogen überhaupt kaudad. Als Antagonist wirkt die Schädel-Oberkiefer-Platte, die eine zu weitgehende Kaudadbewegung verhindert. Dadurch kommt es zu der oben erwähnten Regulierung der Bewegung des Oberkiefer-Gaumenknorpels beim Vorstrecken des Kieferapparates. So bleibt die konvexe Wölbung von Oberkiefer-Gaumenknorpel immer in die konkave der Unterseite des Axocraniums eingepasst.

Alle diese Bewegungen, die verhältnismässig einheitlich verlaufen, ergeben eine Erweiterung der Kiemendarmhöhle in dorso-ventraler und medio-lateraler und der Mundhöhle in Längs-Richtung und die Oeffnung des Maules, wodurch Wasser eingesogen wird. Die Bewegung des Hyomandibulare bleibt dabei im allgemeinen (Atmung) sehr gering; bei der Nahrungsaufnahme wird durch eine starke Kontraktion des *M. protractor hyomandibularis* der Kieferapparat weit vorgestossen. Die Abduktion des Operkularapparates bewirkt ein Einsaugen von Wasser zwischen den Kiemenblättchen hindurch in die laterale Kiemenhöhle (Saugpumpe).

2.) Rückführung und Schliessung des Maules, Verengung der Mund- und Kiemenhöhle:

a) Schliessung des Maules, Verengung im rostralen Bereich: Der *M. retractor hyomandibularis* zieht das Hyomandibulare wieder zurück, damit auch den Kieferapparat, wobei der Zug nicht nur über das Symplecticum, sondern auch über das Hyo-

mandibular-Oberkiefer-Band übertragen wird. Diese Bewegung wird reguliert und begrenzt vom Postorbital-Symplecticum-Band und ein wenig vielleicht auch vom unbedeutenderen Postorbital-Hyomandibular-Band, auch die Schädel-Oberkiefer-Platte spielt hier vielleicht noch eine gewisse Rolle, indem sie eine zu weitgehende Entfernung des Kieferbogens vom Axocranium verhindert. Wichtig ist der *M. constrictor ventralis*: Durch Kontraktion vor allem der oberflächlichen Portionen wird die Mundhöhle zusammengepresst und dabei der Kieferapparat dorsad in seine ursprüngliche Lage an der Ventralseite des Schädels gedrückt; der *M. constrictor ventralis profundus* dreht das Ceratohyale und mit ihm das Ceratobranchiale 1 wieder in die frühere Stellung zurück, der *M. constrictor ventralis intermandibularis* beteiligt sich am Heben des Mundbodens. Der *M. adductor mandibulae* schliesst das Maul. Durch die Kontraktion des *M. opercularis* und der kaudalen Portion des *M. constrictor ventralis posterior* wird der Operkularapparat wieder nach innen und unmittelbar an die Kiemen herangezogen.

b) Verengung im kaudalen Bereich: Die Verengung der Mundhöhle durch den *M. constrictor ventralis* wird im Kiemenbereich durch die *Mm. levatores arcuum branchialium** fortgesetzt: Indem die vorderen, parallel dem *M. retractor hyomandibularis*, ziemlich steil von oben nach unten ziehen und daher den Kiemenkorb in der Vertikale verengen, die hinteren durch ihre mehr auch kaudorostrale Richtung die Bogen auch etwas nach rostral bewegen, wird der vordere Teil der Rachenhöhle stärker, der hintere aber wegen des verhältnismässig grösseren Querdurchmessers schwächer verengt.

Die *Mm. transversi* (ventrales und dorsalis) verkleinern abschliessend durch das Nach-innen-Drehen der zwei letzten Kiemenbogen den Querdurchmesser des Kiemenkorbes, gleichzeitig wird dabei auch, unterstützt vom *M. attractor arcus branchialis* (EDGEWORTH, 1935, = *M. adductor arcus branchialis*) am 4. Kiemenbogen, seine dorsoventrale Depression zumindest im

* Über den *M. levator arcus branchialis* 5 herrscht im vorliegenden Schrifttum Unklarheit: VETTER (1878) beschreibt ihn für seinen Stör, EDGEWORTH (1935) gibt ihn allgemein für *Acipenser* und *Scaphirhynchus* an, SEWERTZOFF (1928) erwähnt ihn bei der Besprechung der Embryonalentwicklung des Sterlets, während LUTHER (1938) für die gleiche Art ein Fehlen dieses Muskels vermerkt. Bei den von mir untersuchten Stücken des Sterlets war er vorhanden: Er entspringt an dem gegen medial vorspringenden Fortsatz des Kaudalendes des Ceratobranchiale 4 und zieht von hier an die Medialfläche des Kaudalendes des Ceratobranchiale 5 (Abb. 12).

kaudalen Abschnitt aufrechterhalten, so dass es zu einer maximalen Zusammenschnürung kommt. Die Zwischenbogenbänder übertragen diese Bewegung auf die anderen, diesmal die vorderen, Kiemenbogen. Der *M. sphincter oesophagi* setzt die Verengung des Darmkanales gegen kaudal fort.

In dieser zweiten Phase werden also fortschreitend von rostral nach kaudal Mund- und Kiemendarmhöhle verkürzt und verengt und das Maul geschlossen, so dass das Atemwasser durch das Gitter der Kiemenblättchen ausgepresst wird (Druckpumpe) und die Nahrungsteilchen im Darm kaudal weitergeschoben werden (Schluckbewegung). Die Adduktion des Operkularapparates bewirkt ein Ausströmen des Wassers aus der lateralen Kiemenhöhle.

Interessant ist ein Vergleich mit den Verhältnissen bei den Haien (wie sie von HALLER 1926, LUTHER 1938, KÖLI 1947 und MARINELLI und STRENGER 1959 besonders für den Dornhai, *Squalus acanthias* L., dargestellt wurden). Bei beiden Formen kann die Mundhöhle in der Längsrichtung vergrößert werden. Es zeigen sich, besonders in der Funktion der Bänder, die die Bewegungen der beiden vorderen Viszeralbogen miteinander koppeln, folgende Unterschiede (Abb. 16, 17): Bei dem Hai wird primär der Kieferbogen rostral bewegt, das Lig. quadrato-hyomandibulare und das Lig. mandibulo-hyoideum übertragen diese Bewegung auf den Hyoidbogen; die Rostralbewegung ist eine Resultierende aus den Kräften des bewegenden *M. praeorbitalis* und des *M. coracohyoideus*, dessen Zug vom Ceratohyale direkt auf den Oberkiefer über das Lig. glenoidale (= Lig. quadrato-hyoideum) übertragen wird. In der zweiten Phase werden Palatoquadratum und Hyomandibulare jeweils selbständig zurückgezogen.

Beim Sterlet wird das Hyomandibulare primär bewegt, der Kieferbogen passiv rostral gedrückt. Die Bewegungsrichtung wird (abgesehen von der gewölbten Ventralseite des Axocraniums) von zwei Bändern mitbestimmt: Die Schädel-Oberkiefer-Platte entspricht zum Teil dem *M. praeorbitalis* des Haies, die Aufgabe der Vermittlung des Zuges des *M. coraco-arcualis* übernimmt hier das Lig. mandibulo-hyoideum. Dieses Band hat also in beiden Fällen ganz entgegengesetzte Aufgaben zu erfüllen: Beim Hai zieht es rostral den Hyoid- zum Kieferbogen, beim Sterlet kaudal den Kiefer zum Hyoidbogen.

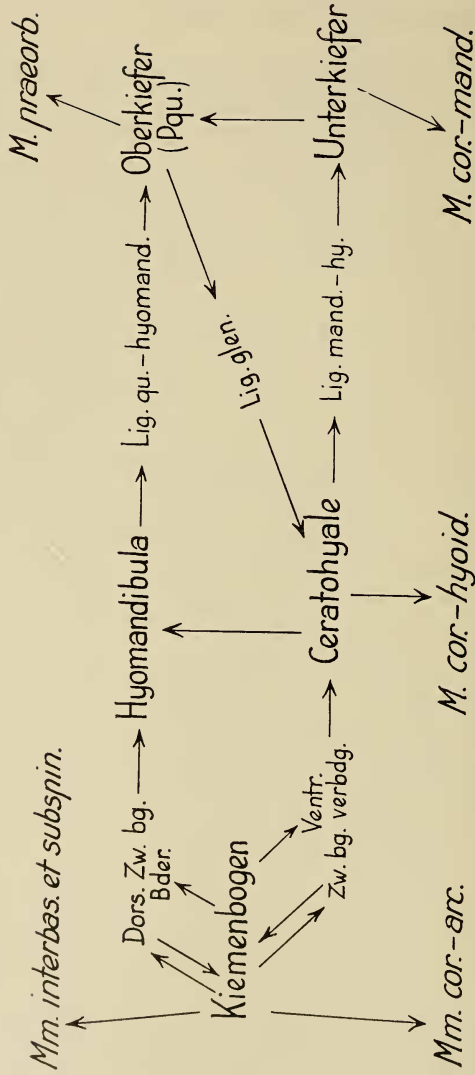


ABB. 16a.

Faktoren der Mechanik des Viszeralapparates bei *Squalus acanthias* (Selachii). 1. Phase.

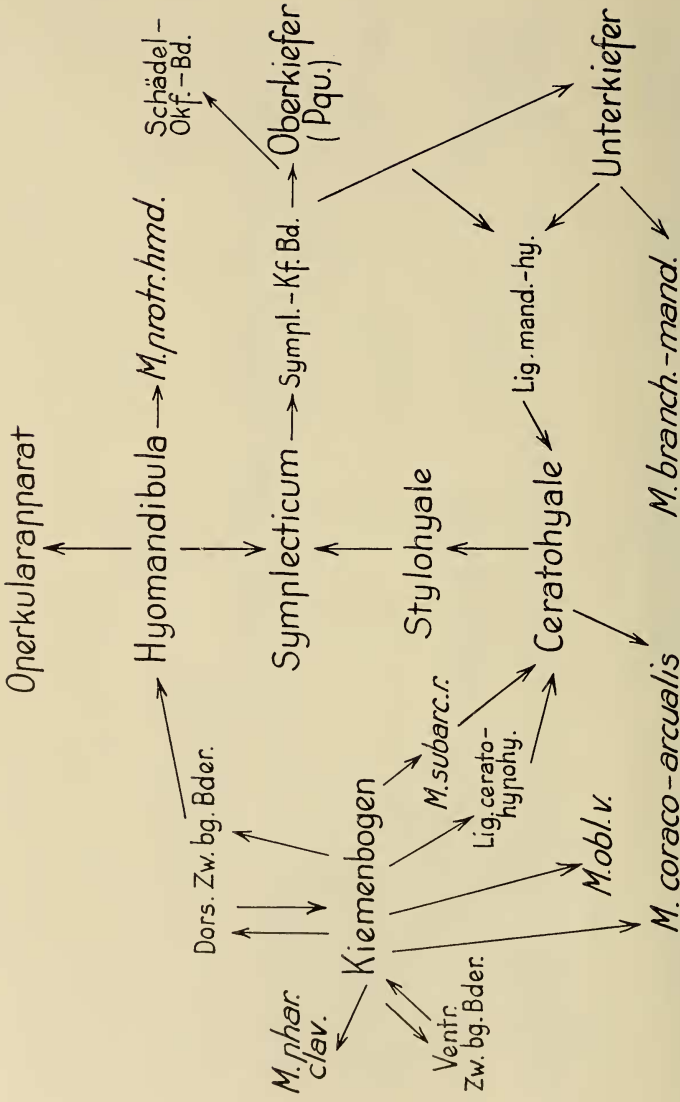


ABB. 17a.

Faktoren der Mechanik des Viszeralapparates bei *Acipenser ruthenus*.
Hypoehyale in den Kiemerkorb einbezogen. 1. Phase.

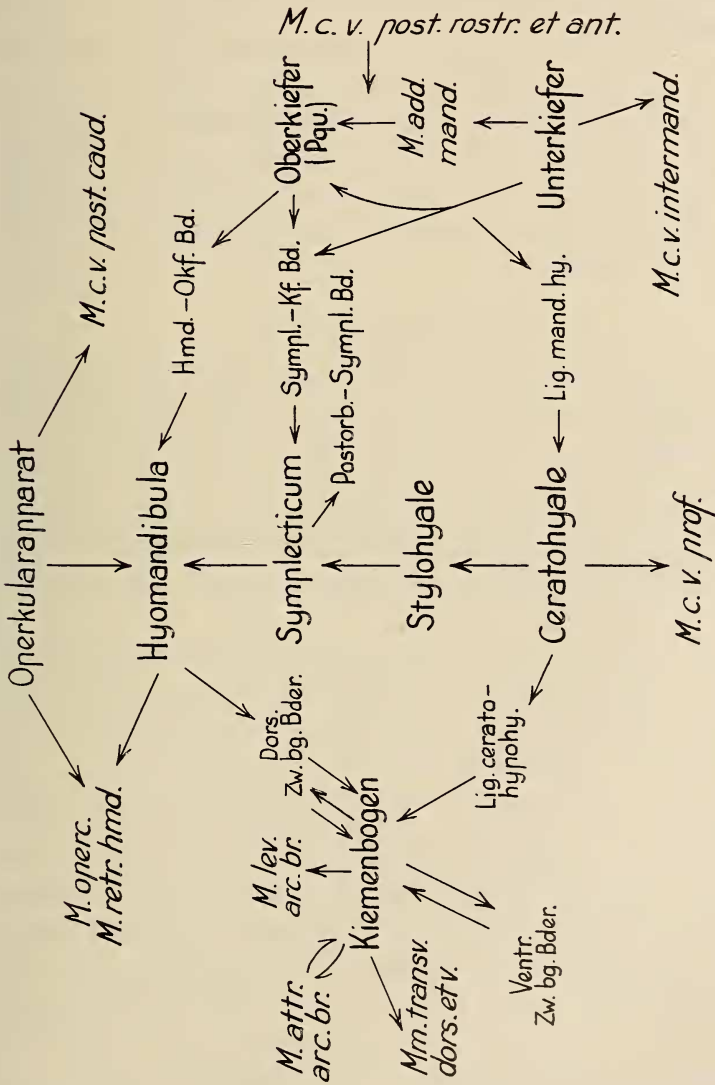


Abb. 17b.
2. Phase.

Die an sich ähnliche Bewegung der vorderen Viszeralbogen, im wesentlichen eine Rostrad- bzw. Ventradverschiebung des Maules, kommt also auf eine zum Teil verschiedene Weise zustande, durch die Wirkung jeweils anderer Muskeln auf andere Skeletteile und die andere Funktion der Bänder.

Gerade diese Unterschiede in den Mitteln bei übereinstimmendem Ergebnis lassen eine selbständige, voneinander unabhängige Entwicklung dieses Zustandes bei beiden Formen sehr wahrscheinlich erscheinen. Die Uebereinstimmung ist also eher als sekundär zu betrachten, was die heutige Anschauung über die taxionomische Stellung der Störe als Ordnung im Rahmen der Actinopterygii festigt.

ZUSAMMENFASSUNG

An fünf aus Serbien bzw. Rumänien stammenden Stücken des Sterlets (*Acipenser ruthenus* L.) wurde der Viszeralapparat untersucht, wobei auch auf die Funktion eingegangen wurde:

1. Vom Skelett wurde der Gaumenknorpelkomplex beschrieben und mit seiner Ausbildung bei anderen *Acipenseridae* verglichen. Bezüglich des Komplikationsgrades dieses Komplexes steht der Sterlet zwischen *Acipenser güldenstädti* F. Brandt und *A. stellatus* Pall.

2. Die bindegewebigen Verbindungen zwischen den einzelnen viszeralen Skelettelementen untereinander und mit dem Axocranium wurden genauer nach Lage, Form und Funktion im Zusammenhang untersucht, zum Teil erstmals beschrieben.

3. Dabei liessen sich in erster Linie kräftige Bänder zwischen den dorsalen bzw. ventralen Teilen des Mandibular- und Hyoidbogens und weitere, die zum Teil auch einen Ansatz der Bogen am Axocranium vermitteln, zwischen Hyoid- und den Kiemenbogen feststellen. Im besonderen sind zu unterscheiden dorsal das Hyomandibular-Oberkiefer-Band (im Zusammenhang damit die Schädel-Oberkiefer-Platte und das Symplecticum-Kiefer-„Band“) und die vier Dorsalen Zwischenbogenbänder, ventral das Lig. mandibulo-hyoideum und vier Ventrale Zwischenbogenbänder (wozu noch der rostrale Abschnitt des Ventralen Ceratobranchialbandes kommt).

4. Neben diesen mehr längsgerichteten Verbindungen gibt es die eher quer zur Körperachse ziehenden, die jeweils einem Bogen

zugehören. Es sind dies am Kieferbogen die Symphysenbänder, am Hyoidbogen das Hyomandibularband, das Ventrale Hyoidband und vor allem das Cerato-Hypohyal-Band, an den Kiemenbogen die drei Ventralen Epibranchialbänder und die je drei Dorsalen und Medialen Ceratobranchialbänder sowie der kaudale Abschnitt des Ventralen Ceratobranchialbandes.

5. Eine Sonderstellung nimmt die grosse Aponeurose des *M. constrictor*₁₊₂ ventralis ein, die dem Ursprung dieses Muskels an Integument und Dermatocranium dient und sich im Bereich zwischen Schädeldach und Operkularapparat unmittelbar an der Innenseite der Haut ausdehnt. In enger Beziehung zu ihr stehen das Postorbital-Hyomandibular-Band und das Postorbital-Symplecticum-Band.

6. In der Funktion des Bänderapparates spielt die Uebertragung von Zugwirkungen von Muskeln auf bestimmte Skelettstücke die Hauptrolle. Besonders hervorzuheben sind dabei die Zwischenbogenbänder einschliesslich des *Lig. mandibulo-hyoideum*.

7. Die Bewegung des Viszeralapparates lässt zwei Hauptphasen erkennen. In der ersten dieser Phasen wird das Maul geöffnet und Mund-, innerer und lateraler Kiemenraum werden erweitert: Der *M. protractor hyomandibularis* bewegt das Hyomandibulare und damit den ganzen Kieferapparat rostrad, wobei auch der Kiemendeckel abgehoben und die Kiemenbogen in ihrem mittleren Abschnitt durch Vermittlung der Zwischenbogenbänder und des Cerato-Hypohyal-Bandes, unterstützt vom *M. subarcualis rectus*, laterorostrad gezogen werden. Der *M. coraco-arcualis* und der *M. pharyngo-clavicularis* ziehen Hyoid- und Kiemenbogen basal ventrokaudad; dabei wird diese Zugwirkung über das *Lig. mandibulo-hyoideum* auf den Kieferbogen übertragen, dessen Bewegungsrichtung dadurch wie auch durch die Schädel-Oberkieferplatte reguliert wird. Die Wirkung der *Mm. obliqui ventrales* lässt sich nicht genau bestimmen. Der *M. branchio-mandibularis* öffnet das Maul.

8. In der zweiten Phase wird das Maul geschlossen, Mund- und Kiemendarmhöhle werden verengt: Der *M. retractor hyomandibularis* zieht das Hyomandibulare und damit (unter anderem über das Hyomandibular-Oberkiefer-Band) den ganzen Kieferapparat zu-

rück, wobei das Postorbital-Symplecticum-Band und vielleicht die Schädel-Oberkiefer-Platte regulierende Funktion haben. Die verschiedenen Portionen des *M. constrictor ventralis* bringen vordere Viszeralelemente und (mit dem *M. opercularis*) den Operkularapparat in die ursprüngliche Lage. Das Maul wird vom *M. adductor mandibulae* geschlossen. Die *Mm. levatores arcuum branchialium*, der *M. attractor* (= *adductor*) *arcus branchialis* und die *Mm. transversi* verengen den Kiemenkorb in der Vertikal- und Querichtung.

9. Ein Vergleich mit dem Dornhai (*Squalus acanthias*.) zeigt, dass ähnliche Endergebnisse zum Teil auf verschiedene Weise erreicht werden. Bewegungsantrieb und Regulierung der Bewegungsrichtung beim Vorstrecken des Maules haben bei beiden Formen unterschiedliche anatomische Grundlagen.

RÉSUMÉ

L'auteur a examiné le système viscéral du Sterlet, *Acipenser ruthenus* L. Le Sterlet est intermédiaire quant au degré de complication du complexe cartilagineux palatin (postpalatina), entre *A. güldenstädti* F. Brandt et *A. stellatus* Pall. Les liaisons ligamenteuses des pièces squelettiques entre elles et avec l'axocrâne (endocrâne neural) sont décrites. Leur place, leur forme et leur fonction sont précisées.

Les parties dorsales ainsi que les parties ventrales des arcs mandibulaire, hyoïdien et branchiaux sont reliées par de forts ligaments constituant en partie aussi des liaisons entre le crâne et les arcs. On peut distinguer spécialement dans la région dorsale un ligament entre l'hyomandibulaire et la mâchoire supérieure (Hyo-mandibular-Oberkiefer-Band), en connexion avec une plaque de tissu conjonctif qui s'étend entre l'axocrâne et la mâchoire supérieure (Schädel-Oberkiefer-Platte). Il s'y ajoute quatre ligaments entre l'hyomandibulaire et quatre arcs branchiaux (Dorsale Zwischenbogenbänder). Dans la région ventrale on distingue le ligament mandibulo-hyal (Lig. mandibulo-hyoïdeum) et quatre ligaments entre les arcs branchiaux (Ventrale Zwischenbogenbänder). A part ces liaisons plutôt longitudinales, il en existe d'autres orientées plus ou moins transversalement, ce sont des ligaments dont chacun appartient à un seul arc viscéral. La grande aponévrose du muscle

constricteur ventral (*M. constrictor* ₁₊₂ *ventralis*), qui s'étend entre la surface dorsale du crâne et l'appareil operculaire, constitue aussi l'origine du muscle dans le tissu conjonctif de la peau et à la surface du crâne dermique. Elle est étroitement liée au ligament postorbito-hyomandibulaire (Postorbital-Hyomandibular-Band) et au ligament reliant le postorbital et le symplectique (Postorbital-Symplecticum-Band).

Le mouvement de l'appareil viscéral se produit en deux phases principales. Dans la première phase la bouche s'ouvre et la cavité bucco-pharyngienne ainsi que la cavité branchiale externe sont dilatées: L'hyomandibulaire et avec celui-ci tout l'appareil des mâchoires sont avancés par le muscle protracteur de l'hyomandibulaire (*M. protractor hyomandibularis*), la partie moyenne des arcs branchiaux est alors tirée en direction latérorostrade par l'intermédiaire des ligaments interbranchiaux et du ligament cérato-hypohyal (Cerato-Hypohyal-Band) secondé par le muscle droit sous-archien (*M. subarcualis rectus*). Les muscles coracoarcual (*M. coraco-arcualis*) et pharyngo-claviculaire (*M. pharyngo-clavicularis*) tirent les arcs hyoïdien et branchiaux en direction ventrocaudale; cet effet est transmis à l'arc mandibulaire par le ligament mandibulo-hyal. Le muscle branchio-mandibulaire (*M. branchio-mandibularis*) provoque l'ouverture de la bouche.

Dans la deuxième phase la bouche se ferme et la cavité bucco-pharyngienne ainsi que la cavité branchiale externe sont resserrées par le muscle constricteur ventral, les muscles élévateurs des arcs branchiaux (*Mm. levatores arcuum branchialium*), le muscle attracteur (adducteur) de l'arc branchial 4 (*M. attractor arcus branchialis*) et les muscles transverses (*Mm. transversi*). Le muscle rétracteur de l'hyomandibulaire (*M. retractor hyomandibularis*) tire en arrière l'hyomandibulaire et tout l'appareil de la mâchoire, le ligament reliant le postorbital au symplectique exerçant fonction régulatrice dans ce mouvement. Les différentes portions du muscle constricteur ventral replacent les éléments viscéraux antérieurs et l'appareil operculaire. La bouche est fermée par le muscle adducteur de la mandibule (*M. adductor mandibulae*).

La comparaison avec l'Aiguillat (*Squalus acanthias* L.) montre que des fonctions analogues sont réalisées par des dispositifs anatomiques différents.

SUMMARY

The author has examined the visceral arches system of the Sterlet, *Acipenser ruthenus* L. With regards to the degree of complication of the cartilaginous palatine complex (postpalatina) the Sterlet is placed between *A. güldenstädti* F. Brandt and *A. stellatus* Pall. The arrangement, the form and the function of the mutual ligamentous connexions of the skeleton elements as well as the arrangement, the form and the function of the connexions of these elements with the axocranium (neural endocranium) were described. The mechanism of the movements of the visceral arches system was explained. From a comparison of the Sterlet with the Spiny dogfish (*Squalus acanthias* L.) it was concluded that analogous functions are realized by different anatomical structures.

SCHRIFTTUM

- AYERS, H. 1931. *Vertebrate cephalogenesis. VI. A. Velumhyoid. B. Myxinoïd characters inherited by Teleostomi.* J. Morphol., Philadelphia, 52: 309-371.
- DE BEER, G. R. 1926. *Studies on the Vertebrate head. II. The orbito-temporal region of the skull.* Quart. J. microsc. Sci., London, 70: 266-307.
- BERG, L. S. 1958. *System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische.* Berlin, Dtsch. Verl. Wiss., 310 pp.
- BUGAEW, I. 1929. *Ueber das Pharyngomandibulare der Knorpelganoiden.* Anat. Anz., Jena, 67: 98-110.
- BUGAJEW, J. J. 1930. *Ueber den Bau des Oberkieferapparates bei den Acipenseriden und den niederen Hai-fischen.* Anat. Anz., Jena, 68: 385-408.
- BÜTSCHLI, O. 1921. *Vorlesungen über vergleichende Anatomie.* 1. Bd. Berlin, Springer, 931 pp.
- DEAN, B. 1916-1923. *A bibliography of Fishes.* New York.
- EDGEWORTH, F. H. 1935. *The Cranial Muscles of Vertebrates.* Cambridge, 493 pp.
- FORST, R. 1925. *Beiträge zur Kenntnis des blasigen Stützgewebes bei Fischen.* Diss. Tierärztl. Hochsch. Wien, Manuskript Nr. 521.
- GEGENBAUR, C. 1878. *Grundriss der vergleichenden Anatomie.* Leipzig, Engelmann, 2. Aufl., 655 pp.
- 1898. *Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen.* 1. Band. Leipzig, Engelmann, 978 pp.

- HALLER, Graf. 1926. *Ueber die Entwicklung, den Bau und die Mechanik des Kieferapparates des Dornhais (Acanthias vulgaris)*. Z. mikrosk.-anat. Forsch., Leipzig, 5 (R. Fick-Festschr.): 749-793.
- HOLLY, M. 1936. *Pisces 4. Ganoidei*. Das Tierreich, Berlin u. Leipzig, Lfg. 67: 1-65.
- HOLMGREN, N. und E. STENSIÖ. 1936. *Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische*. In BOLK-GÖPPERT-KALLIUS-LUBOSCH, Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg, 4. Bd., 233-500.
- IWANZOW, N. 1887. *Der Scaphirhynchus. Vergleichend-Anatomische Beschreibung*. Bull. Soc. impér. Natural. Moscou, N.s.1: 1-41.
- KITTARY, M. 1850. *Recherches anatomiques sur les poissons du genre Acipenser*. Bull. Soc. impér. Natural. Moscou, 23: 389-445.
- KÖLI, G. H. 1947. *Die Bänder am Mandibularbogen der Haie, Rochen und Chimaeren*. Diss. Univ. Wien, 95 pp.
- KURZ. 1925. *Untersuchungen zur Anatomie des Kopfes des Jangtsestörers*. Z. Anat. Entw.-gesch., München u. Berlin, 75: 36-68.
- LUTHER, A. 1913. *Ueber die vom N. trigeminus versorgte Muskulatur der Ganoiden und Dipneusten*. Acta Soc. Sci. Fenn., Helsingfors, XLI, Nr. 9, 72 pp.
- 1938. *Muskeln des Kopfes. Viscerale Muskulatur. A. Acranier, Cyclostomen, Selachier, Holocephalen, Ganoiden und Dipnoer*. In BOLK-GÖPPERT-KALLIUS-LUBOSCH, Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg, 5. Bd., 468-542.
- MARINELLI, W. 1936. *Kranium und Visceralskelett. A. Allgemeine Probleme*. In BOLK-GÖPPERT-KALLIUS-LUBOSCH, Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg, 4. Bd., 207-232.
- MARINELLI, W. und A. STRENGER. 1959. *Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere*. 1. Bd. III. *Squalus acanthias*. Wien, Deuticke, 173-308.
- MEINEL, W. 1960. *Anatomische und funktionelle Untersuchungen am Visceralapparat einiger Acipenseridae*. Naturwiss., Berlin, 47: p. 334.
- MOLIN, R. 1851. *Sullo scheletro dell'Acipenser ruthenus*. Sitz.-Ber. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl.: 7, 357-378.
- NISHI, S. 1938. *Muskeln des Rumpfes*. In BOLK-GÖPPERT-KALLIUS-LUBOSCH, Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg, 5. Bd., 351-446.
- PARKER, W. K. 1882. *On the Structure and Development of the Skull in Sturgeons (Acipenser ruthenus and A. sturio)*. Philos. Trans. R. Soc. London, 1881: 139-185.

- PETERSEN, H. 1914. *Studien zur vergleichenden und allgemeinen Mechanik des Tierkörpers. I. Das Kiefergelenk des Kabeljau, Gadus morrhua.* Arch. Entw.-mech., Leipzig u. Berlin, 39: 51-111.
- ROSENTHAL, F. 1825. *Ichthyotomische Tafeln.* 4. Lfg., 6. H., Knorpelfische. Berlin, 20 pp.
- SCHUMACHER, S. v. 1915. *Ueber eine besondere Form des blasigen Stützgewebes vom chordoiden Typus mit Fetteinlagerung.* Anat. Anz., Jena, 48: 385-396.
- SEWERTZOFF, A. N. 1928. *The Head Skeleton and Muscles of Acipenser ruthenus.* Acta zool., Stockholm, 9: 193-319.
- VETTER, B. 1878. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. II. T.* Jena. Z. Naturwiss., Jena, 12 (N.F. 5): 431-550.
- WIEDERSHEIM, R. 1909. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.* Jena, G. Fischer, 7. Aufl., 936 pp.
- VAN WIJHE, J. W. 1882. *Ueber das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus.* Nied. Arch. Zool., Leiden, 5 (1879-1882): 207-320.
- WOSKOBOJNIKOW, M. 1914. *Studien zur Kenntnis der Branchiomerie der Wirbeltiere.* Mém. Soc. Natural. Kieff, Kiew, 24, 1: 1-174.
- WOSKOBOJNIKOFF, M. M. 1932. *Der Apparat der Kiemenatmung bei den Fischen.* Zool. Jb. Anat., Jena, 55: 315-488.

ABKÜRZUNGEN

- Ceratobr. — Ceratobranchiale
 Cer. hv. — Ceratohyale
 Cer.-Hypohy. Bd. — Cerato-Hypohyal-Band
 Cop. — Copula (Basibranchiale)
 Dors. Cer.br.Bd. — Dorsales Ceratobranchialband
 Dors. Zw.bg.Bd. — Dorsales Zwischenbogenband
 Ectopt. — Ectopterygoid
 Entopt. — Entopterygoid
 Epibr. — Epibranchiale
 Hmd. — Hyomandibulare
 Hmd.Bd. — Hyomandibularband
 Hmd.-Okf.Bd. — Hyomandibular-Oberkiefer-Band
 Hypobr. — Hypobranchiale
 Hypohy. — Hypohyale
 Infraph. — Infrapharyngobranchiale
 Kmbg. — Kiemenbogen
 L. pp. lat. — Lamina postpalatina lateralis
 L. pp. med. — Lamina postpalatina medialis
 Lig. cerato-hypohy. — Cerato-Hypohyal-Band
 Lig. glen. — Lig. glenoidale
 Lig. mand.-hy(oid). — Lig. mandibulo-hyoideum
 Lig. qu.-hyomand. — Lig. quadrato-hyomandibulare
 M. add. arc. br. — M. adductor arcus branchialis
 M. add. mand. — M. adductor mandibulae
 M. arc. dors. — M. arcualis dorsalis
 M. attr. arc. br. — M. attractor arcus branchialis

- M. branch.-mand. — M. branchio-mandibularis
 M.c.v. — M. constrictor₁₊₂ ventralis
 M.c.v. ant. — M. constrictor₁₊₂ ventralis anterior
 M.c.v. intermand. — M. constrictor₁₊₂ ventralis intermandibularis
 M.c.v. post. — M. constrictor₁₊₂ ventralis posterior
 M. c. v. post. caud. — M. constrictor₁₊₂ ventralis posterior, kaudale Portion
 M. c. v. post. rsotr. et ant. — M. constrictor₁₊₂ ventralis posterior, rostrale
 Portion, und M. constrictor₁₊₂ ventralis anterior
 M.c.v. prof. — M. constrictor₁₊₂ ventralis profundus
 M. constr. sup. — M. constrictor superficialis
 M(m). cor.-arc. — M(m). coraco-arcualis (-es)
 M. cor.-hyoid. — M. coraco-hyoideus
 M. cor.-mand. — M. coraco-mandibularis
 Mm. interbas. et subspin. — Mm. interbasales et subspinalis
 M. interbr. — M. interbranchialis
 M. lev.arc.br. — M. levator arcus branchialis
 M. lev.hyomand. — M. levator hyomandibularis
 M. lev.palatoqu. — M. levator palatoquadrati
 M. obl.v. — M. obliquus ventralis
 M. operc. — M. opercularis
 M. phar.-clav. — M. pharyngo-clavicularis
 M. praeorb. — M. praeorbitalis
 M. protr. hmd. — M. protractor hyomandibularis
 M. retr. hmd. — M. retractor hyomandibularis
 M. spirac. — M. spiracularis
 M. subarc. r. — M. subarcualis rectus
 M. transv. d. — M. transversus dorsalis
 M. transv. v. — M. transversus ventralis
 Mand. — Mandibulare
 Mdwst. — Mundwinkelstück (= Quadratojugale HOLMGREN und STENSIÖ
 1936)
 Med. Cer.br.Bd. — Mediales Ceratobranchialband
 Mx. — Maxillare
 Mx.-pmx. — Maxillo-praemaxillare-ectopterygoideum
 Okf. — Oberkiefer
 Okf.-Symph.Bd. — Oberkiefer-Symphysenband
 Parasph. — Parasphenoid
 Pmx. — Praemaxillare
 Postorb. — „Postorbitalsporn“
 Postorb.-Hmd.Bd. — Postorbital-Hyomandibular-Band
 Postorb.-Sympl.Bd. — Postorbital-Symplecticum-Band
 Pqu. — Palatoquadratum
 Proc.asc. — Processus ascendens des Parasphenoids
 Proc. metapt. — Processus metapterygoideus
 Schädel-Okf.Pl. (-Bd.) — Schädel-Oberkiefer-Platte
 St. pp. lat. — Stylus postpalatinus lateralis
 St. pp. med. — Stylus postpalatinus medialis
 St.hy. — Stylohyale
 Supraph. — Suprapharyngobranchiale
 Sympl. — Symplecticum
 Sympl.-Kf.Bd. — Symplecticum-Kiefer-„Band“
 Ukf. — Unterkiefer
 Ukf.-Symph.Bd. — Unterkiefersymphysenband
 V. Hyoidbd. — Ventrals Hyoidband
 Ventr. Cer.Bd. — Ventrals Ceratobranchialband
 Ventr. Epibr.Bd. — Ventrals Epibranchialband
 Ventr. Zw.bg.Bd. — Ventrals Zwischenbogenband
 Ventr. Zw.bg.verbdg. — Ventrals Zwischenbogenverbindung